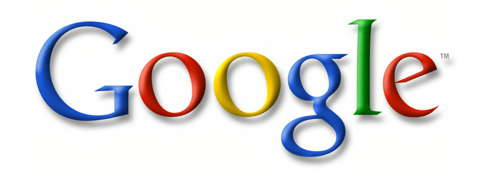
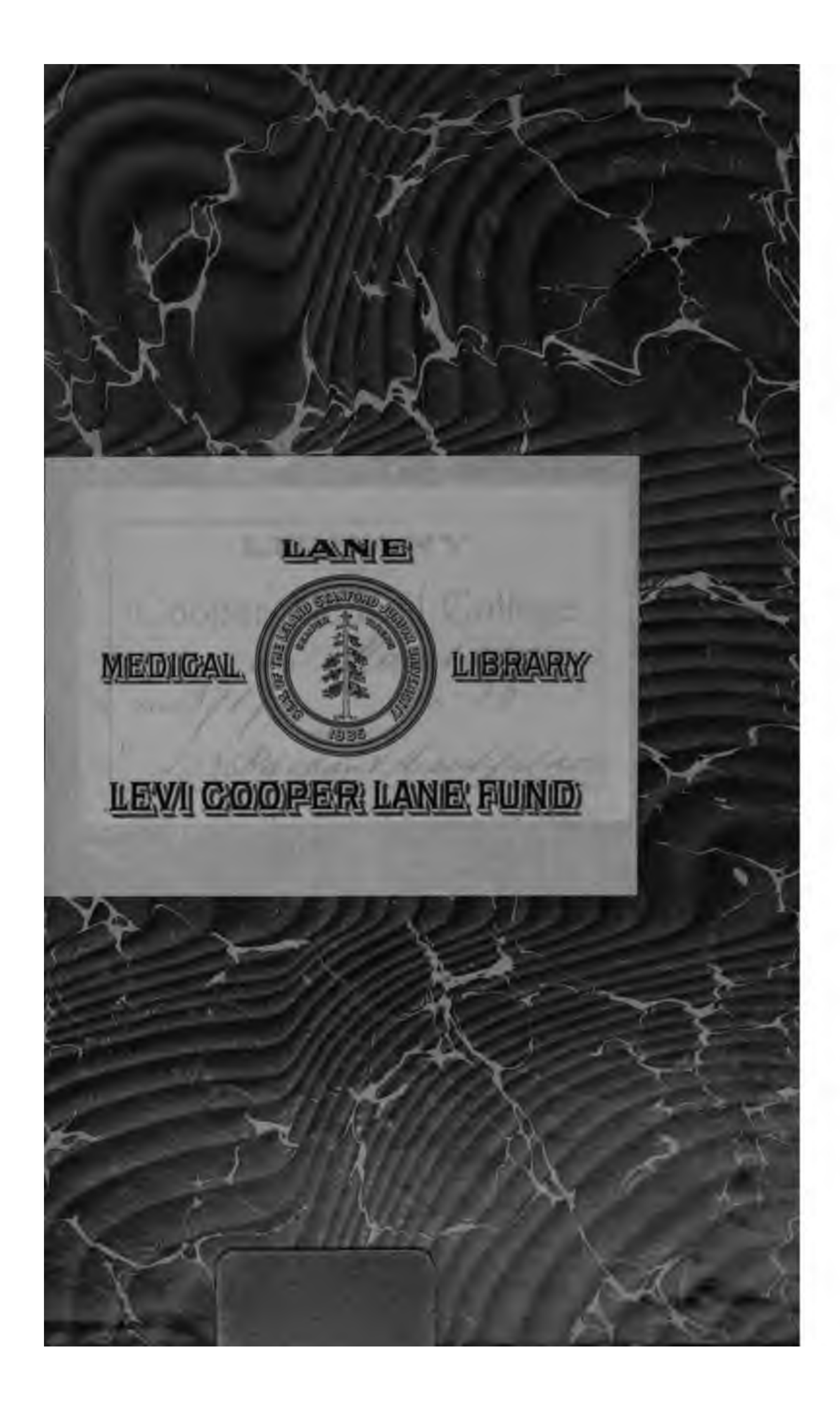
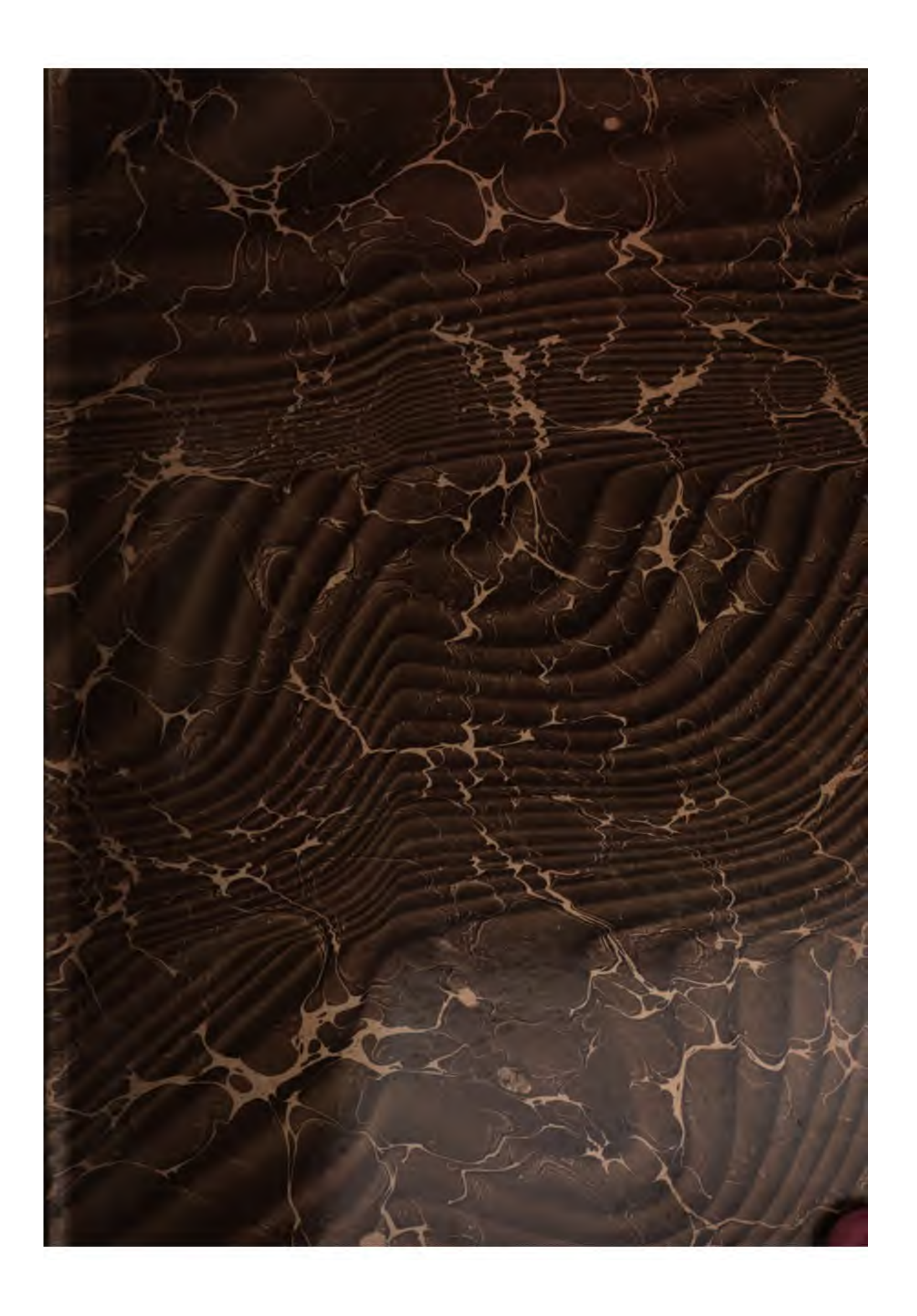



LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
B1711 .P62 1897 1 STOR
Pflanzenphysiologie : ein Handbuch der L
24503408896


LANE
MEDICAL
LIBRARY
LEVI COOPER LANE FUND



PFLANZENPHYSIOLOGIE

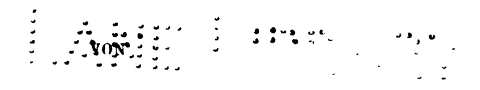
ERSTER BAND

PFLANZENPHYSIOLOGIE

EIN HANDBUCH

DER LEHRE VOM

STOFFWECHSEL UND KRAFTWECHSEL IN DER PFLANZE



VON

DR. W. PFEFFER

O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE AUFLAGE

ERSTER BAND

STOFFWECHSEL

MIT 70 HOLZSCHNITTEN



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1897



Vorwort zur I. Auflage.

Das vorliegende Werk soll nicht ein Lehrbuch für den Anfänger sein, sondern als Handbuch eine ausführlichere Darstellung der derzeitigen Kenntnisse über die allgemeinen Vorgänge des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze bieten. Demgemäss werden die Grundzüge der Anatomie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen, sowie der Physik und Chemie als bekannt vorausgesetzt.

Die ältere Literatur hat nur insoweit Berücksichtigung gefunden, als sie grundlegend für unsere heutigen Auffassungen wurde, doch habe ich vielfach auf Stellen hingewiesen, in denen Anschauungen von nur noch historischem Werthe behandelt sind. War die Originalliteratur mir nicht zugänglich, so sind immer die von mir benutzten Quellen citirt. Da in dem »Catalogue of Scientific Papers, published by the Royal Society of London« eine ausführliche Zusammenstellung der von einer bestimmten Arbeit existirenden Abdrücke, Uebersetzungen u. s. w. geboten ist, so wird nach diesem Nachschlagewerke der Leser beurtheilen können, ob eine andere als die von mir citirte Quelle ihm leichter zugänglich ist.

Die nach definitiver Redaction des Manuscriptes erschienenen Arbeiten sind nicht mehr berücksichtigt worden, und so schliesst für die ersten Kapitel dieses Buches die benutzte Literatur mit dem Frühjahr 1880 ab.

Eine einfache statistische Zusammenstellung der in der bezüglichen Literatur gebotenen Versuche und Schlussfolgerungen habe ich übrigens nicht liefern wollen, vielmehr bin ich gerade bestrebt gewesen, kritisch zu sichten und hervortreten zu lassen, welche Thatsachen als sicher stehend hinzunehmen sind und wo nur unzureichende und lückenhafte Erfahrungen vorliegen. Möge hierdurch der Anstoss zu recht vielen, unsere Erfahrungen läuternden und erweiternden Arbeiten gegeben werden, so ist ein wesentlicher Zweck dieses Buches erreicht. Denn der vielfachen Lücken und

Mängel mir wohl bewusst, kann ich dieses Werk nicht mit dem Gefühle vom Stapel lassen, erreicht zu haben, was als Ziel mir einst vorschwebte. Indess blieb mir nur die Wahl, mit Verzicht auf fernere, durch eigene Untersuchungen gestützte kritische Sichtung abzuschliessen oder die Resultate mehrjähriger Arbeit als zu eigener Instruction unternommene Studien anzusehen und sie befriedigt unter Acten ruhen zu lassen.

Tübingen, 18. December 1880.

W. Pfeffer.

Vorwort zur II. Auflage.

Nach langem Zögern und Widerstreben habe ich mich endlich durch die seit Jahren an mich ergangenen Aufforderungen bestimmen lassen, eine Neubearbeitung meiner Pflanzenphysiologie zu unternehmen, die damit ein neues Buch werden musste und geworden ist. Denn seit dem Erscheinen der I. Auflage haben sich durch ein überaus rüstiges Schaffen und Forschen die physiologischen Erfahrungen und Kenntnisse in einem solchen Grade erweitert und vertieft, dass ein zutreffendes Bild des derzeitigen Standpunktes der Physiologie nur durch eine völlige Umarbeitung geschaffen werden konnte. Trotz dieser Umgestaltung und Vermehrung konnte aber in den Hauptzügen die Gesammtanordnung beibehalten werden, die sich wenigstens als praktisch für ein Handbuch erwiesen hat, das sich nur an den mit der Physiologie Vertrauten wendet. Uebrigens haben sich trotz aller Umgestaltungen und Erweiterungen die Fundamente nicht wesentlich verschoben. In der That wird man bei dem Vergleich der beiden Auflagen, insbesondere auch des Kapitels »Einleitung« ersehen, dass die Gesichtspunkte und Anschauungen, die in der I. Auflage als Leitsterne und Angelpunkte dienten, sich in der Hauptsache als richtig erwiesen haben und mehr und mehr zu allgemeiner Anerkennung gelangt sind.

Auch habe ich den Rahmen nicht weiter gezogen, mich also wiederum auf die Behandlung der Fundamente des Stoffwechsels und Kraftwechsels in dem durch die Einleitung (Kap. I) gekennzeichneten Sinne beschränkt. Bei der Aufgabe, das Wesentliche und den Zusammenhang in der Mannig-

faltigkeit hervorzuheben, konnten natürlich nicht alle die überaus mannigfachen und oft überschätzten Einzelheiten und Besonderheiten berücksichtigt oder auch nur angedeutet werden. Demgemäss kann und darf man auch nicht eine Aufzählung der gesammten physiologischen Literatur erwarten. Indess bin ich bestrebt gewesen, nach Möglichkeit diejenige Literatur zu berücksichtigen, auf welcher die Begründung und Erweiterung der allgemeinen Kenntnisse beruhen. Ohne Frage ist aber gegen besseres Wollen manches vergessen und übersehen, und das um so mehr, als ich in Folge der Ueberladung mit Berufspflichten nur mühsam die Zeit zur Bearbeitung dieses Buches zu gewinnen vermochte. Desshalb musste ich auch darauf verzichten, mich in gewisse Probleme, wie ich es gewünscht hätte, mehr zu vertiefen. Jedoch wird man den Einfluss der eigenen Erfahrungen in fast allen Kapiteln fühlen, wenn auch zumeist die Versuche und Studien nicht namhaft gemacht sind, die ich zu meiner Instruction anstellte oder anstellen liess. Bei alledem war ich natürlich öfter gezwungen, die Sachlage im Lichte der derzeitigen Auffassung auch dann darzustellen, wenn ich von der Unzulänglichkeit der Thatsachen und Interpretationen überzeugt war. Jedenfalls kann ich auch diese Umarbeitung nicht mit dem Gefühle vom Stapel lassen, erreicht zu haben, was ich gerne erreicht hätte.

Die nach der definitiven Redaction des Manuscriptes erschienenen Arbeiten sind nicht mehr berücksichtigt. Demgemäss schliesst die Literatur für die ersten Kapitel von Bd. I mit dem Beginn des Jahres 1896 ab. Auf die späterhin erschienenen wichtigeren Arbeiten ist während des Druckes in Anmerkungen hingewiesen, die zur Kennzeichnung dieses Einschiebens in Klammern eingeschlossen sind.

Eine angenehme Pflicht ist es mir, Herrn Dr. Klemm und Herrn Dr. Giessler für die hilfreiche Unterstützung bei der Correctur meinen besten Dank auszusprechen.

Leipzig, 24. September 1897.

W. Pfeffer.

Inhaltsübersicht.

Kapitel I. Einleitung.

Kapitel II. Morphologisch-physiologische Vorbemerkungen.

Kapitel III. Quellung und Molecularstructur.

Kapitel IV. Die Mechanik des Stoffaustausches.

Kapitel V. Die Mechanik des Gasaustausches.

Seite

Kapitel VI. Die Wasserbewegung in der Pflanze.

Abschnitt I. Der Wassertransport in der transspirirenden Pflanze.

Abschnitt II. Die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze.

Abschnitt III. Ausscheidung von flüssigem Wasser.

Kapitel VII. Die Nährstoffe der Pflanze.

Abschnitt I. Allgemeine Uebersicht.

Abschnitt II. Die Production organischer Substanz durch Assimilation von Kohlensäure.

A. Photosynthetische Assimilation.

B. Chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure.

Abschnitt III. Aufnahme organischer Nahrung.

Seite

Abschnitt IV. Die Assimilation des Stickstoffs.

Abschnitt V. Die Aschenbestandtheile der Pflanze.

Kapite VIII. Bau und Betriebsstoffwechsel.

Kapitel IX. Athmung und Gährung.

Kapitel X. Stoffwanderung.

Kapitel I.

Einleitung.

§ 1. Allgemeines.

In stetigem Werden und Vergehen, in einem ununterbrochenen Kreislauf erhält sich das Leben auf unserer Erde. Denn die Dauer eines jeden Individuums ist zeitlich begrenzt und die Riesenbäume, welche auf Jahrtausende zurückblicken, fallen endlich dem Tode und der Zerstörung ebenso gut anheim, wie ein winziger Pilz, der seinen Entwickelungsgang in wenigen Tagen abschliesst. Durch Vermehrungsmittel aber wird fort und fort für Nachkommen gesorgt, die immer wieder die Eigenschaften der Eltern wiederholen. In der Thatsache, dass aus dem Samen der Eiche sich immer nur eine Eiche, aus den Sporen eines Pilzes sich stets derselbe Pilz entwickelt, liegt der überzeugende Beweis, dass jeder Organismus in seiner lebendigen Substanz einen Complex von Eigenschaften mitbringt, durch den seine Gestaltung, seine Thätigkeit und seine Fähigkeit in erster Linie bestimmt wird.

Zu einer erfolgreichen Entfaltung der so geschaffenen und überkommenen Eigenschaften kommt es aber nur in Wechselwirkung mit der Aussenwelt, d. h. wenn eine Summe von äusseren Bedingungen in einem richtigen Ausmaass geboten ist. So stirbt ohne Zufuhr von Nahrung auch die Pflanze endlich den Hungertod und bekanntlich ist Lebensthätigkeit und Entwickelung nur bei Durchtränkung mit Wasser und innerhalb gewisser Temperaturgrenzen möglich. Natürlich müssen alle nothwendigen Bedingungen in zureichender Weise zusammenwirken, denn wenn auch nur der Vorrath von Wasser oder wenn auch nur die Temperatur zu tief sinkt, wird unvermeidlich die Thätigkeit verlangsamt oder ganz unterdrückt und jederzeit kann durch zu hohe Temperatur der Tod herbeigeführt werden.

Die einzelnen Arten stellen an die Aussenwelt nicht dieselben Ansprüche. Freilich ohne Nahrung, ohne zureichende Temperatur kann keine Pflanze leben, aber z. B. Licht, Calcium oder freien Sauerstoff haben wohl viele, jedoch nicht alle Pflanzen nöthig.

Ohne geeignete Nahrung ist in jedem Falle Leben undenkbar und es wird fernerhin darzulegen sein, in welcher Weise und mit welchen Mitteln die Pflanzen ihre Nährstoffe gewinnen und verwenden. So viel ist aber ohne weiteres klar, dass die Nährstoffe erst durch die Verarbeitung in dem aufbauenden und zer-

trümmernden Stoffwechsel des lebensthätigen Organismus ihre Bedeutung erhalten. Denn erst durch solchen Umsatz, der durch die Eigenschaften des Organismus bestimmt und gelenkt wird, werden die für den Aufbau nothwendigen Verbindungen formirt und werden gleichzeitig die Betriebskräfte für den Aufbau, überhaupt für Wachsen und Bewegen, für innere und für äussere Leistungen geschaffen[1]).

Ohne solchen Betriebsstoffwechsel ist demgemäss Thätigkeit unmöglich und so lange die Pulse des Lebens schlagen, ist auch in den ausgewachsenen Pflanzen dieser zertrümmernde und auch regenerirende Umsatz unablässig thätig. Thatsächlich wird auch in der Pflanze, so gut wie im Thiere eine ansehnliche Menge und oft der grössere Theil der erworbenen Nahrung für Erhaltung und Betrieb des Lebens geopfert und somit wird immer nur ein Theil der Nährstoffmenge für den Aufbau des Körpers verwendet.

Stoffwechsel und Lebensthätigkeit bedingen sich also gegenseitig und demgemäss wird also durch den Umsatz zugleich für die Continuität des Stoffwechsels gesorgt, so wie ja auch das lodernde Feuer durch Erhitzen des Holzes selbsthätig die Bedingungen für die Fortdauer des Brennens herstellt.

Dieses Zusammenwirkens und gegenseitigen Bedingtseins muss man sich auch bei der Unterscheidung von Stoffwechsel und Kraftwechsel (Energiewechsel[2]) bewusst sein. Denn factisch entspringt diese aus praktischen und didactischen Rücksichten vorgenommene Unterscheidung nur daraus, dass unser Augenmerk das eine Mal mehr auf die chemischen (molecularen) Umlagerungen, das andere Mal mehr auf die dynamischen Leistungen gerichtet ist. In Wirklichkeit ist mit jeder chemischen Umlagerung ein Energiewechsel verkettet und mit jedem eindringenden Studium in Wachsthums- und Bewegungsvorgänge ist die Frage nach dem mitwirkenden Stoffwechsel verknüpft.

Diese und andere Beziehungen gelten für alle Lebewesen, auch für ein Bacterium, das uns lehrt, dass allen Bedingungen für gedeihliches Leben schon im kleinsten Raume einer winzigen Zelle und ohne eine äussere Gliederung des Körpers Genüge geleistet werden kann.

Mit einer äusseren Gliederung und ebenso mit der Gewebedifferenzirung ist aber eine mehr oder weniger weitgehende functionelle Arbeitstheilung verknüpft und damit ist der Physiologie die Aufgabe gestellt, die Thätigkeiten und Fähigkeiten der einzelnen Organe und Zellen für sich und in ihrem Zusammenwirken zu studiren.

In dem Zusammenwirken sind dann oft an sich nicht lebendige Theile im Dienste des Lebens thätig. Abgestorbene Zellen, luftführende Gefässe und Intercellularräume, die in den Geweben höherer Pflanzen gewöhnlich zwischen lebenden Zellen gefunden werden, sind ja mit bestimmten Functionen betraut, die freilich im Allgemeinen nur dazu dienen, lebendigen Zellen Functions- und Existenzbedingungen zu schaffen. Wasser und gelöste Nährstoffe werden u. a. auch in todten Elementarorganen translocirt und luftführende Räume vermitteln einen

---

1) Näheres **Pfeffer**, Energetik 1892, und Bd. 2 dieses Buches.

2) Ungefähr gleichbedeutend mit Stoffwechsel sind: Biochemie, chemische Physiologie. Synonym mit Kraftwechsel sind: Physikalische Physiologie, Biodynamik, Phytodynamik, Biophysik.

Gasaustausch, welcher dazu dient, bis in das Innere von Gewebemassen den unentbehrlichen Sauerstoff in genügender Menge zu schaffen. Doch diese und andere Vorgänge haben nur so lange physiologische Bedeutung, als noch in den Protoplasten anderer Zellen die Pulse des Lebens schlagen. Der Protoplasmakörper ist bekanntlich der lebendige Elementarorganismus in der Zelle und damit in der Pflanze, mit dem Absterben jenes ist die Zelle, mit den Zellen ist die Pflanze todt.

Jeder Rückverfolg von Lebenserscheinungen führt unvermeidlich auf den Protoplasten, d. h. auf einen lebendigen Elementarorganismus, und es ist somit Aufgabe der Physiologie, das Walten und Schaffen in diesem Elementarorganismus aus den Eigenschaften und dem Zusammengreifen seiner Theile verständlich zu machen. Denn dem Wesen eines Organismus entsprechend besitzt der Protoplasmakörper einen complicirten Aufbau. Thatsächlich sind z. B. Zellkern und Chlorophyllkörper distincte Organe von genereller und specieller functioneller Bedeutung, auch sind Vacuolen und Zellhaut zwar für sich nicht lebensfähige, aber vom Organismus gebaute und im Dienste des Lebens nutzbar gemachte Organe. Aber selbst wenn dem bewaffneten Auge eine directe Wahrnehmung von Organen versagt bliebe, so müsste man doch einen Aufbau des Protoplasten aus distincten Elementen (Bioplasten) fordern, die, wenn sie auch im kleinen Raume unter die Grenze des Sichtbaren sinken, doch deshalb nicht minder bedeutungsvoll sind. Denn anders als durch das Zusammenwirken verschiedenwerthiger Organe und Organelemente ist ein regulatorisches Lebensgetriebe ebenso wenig zu verstehen, wie der gesetzmässige Gang einer Uhr oder einer Spieldose, die, so lange die Betriebskräfte nicht erlöschen, in bestimmter Reihenfolge und Wiederholung eine Harmonie von Tönen erklingen lässt.

Wie aber eine Uhr mit dem Einstampfen aufhört eine Uhr zu sein, obgleich Qualität und Quantität des Metalls unverändert bleibt, so ist auch mit dem Zerreiben eines Schleimpilzes, eines jeden Protoplasten, das Leben und alles damit Verkettete unwiederbringlich vernichtet, obgleich in diesem Gemische nach Qualität und Quantität dieselben Stoffe vereinigt sind wie zuvor. Allein schon diese Ueberlegung sagt unzweideutig aus, dass selbst die beste chemische Kenntniss der im Protoplasma vorkommenden Körper für sich allein ebenso wenig zur Erklärung und zum Verständniss der vitalen Vorgänge ausreichen kann, wie die vollendetste chemische Kenntniss von Kohle und Eisen zum Verständniss einer Dampfmaschine und der mit dieser betriebenen Buchdruckerpresse.

Aber freilich hat die chemische Qualität im Organismus, in dieser unlösbaren Verkettung von Chemismus und Mechanismus, eine ungleich höhere Bedeutung, als in einem gewöhnlichen Mechanismus. Denn in den Umsetzungen, die in Verkettung mit dem selbstregulatorisch gelenkten Betriebe sich abspielen, sind chemische Qualitäten und Affinitäten unter allen Umständen von entscheidender Bedeutung. Somit sind die Fortschritte der Physiologie geradezu an die Erweiterung chemischer Kenntnisse gekettet und es ist gar nicht abzusehen, welche eminente physiologische Bedeutung die völlige Aufhellung der Constitution der Proteinstoffe haben wird, dieser Körper, die in hervorragender Weise an dem Aufbau des Protoplasten betheiligt sind. Ja, wir müssen die Möglichkeit zugeben, dass zum Charakter einer Species auch besondere Eiweissverbindungen gehören, indess dürfen wir solches nicht voraussetzen, denn im Organismus kommt

es nicht minder auf die Zusammenfügung der Bausteine an und Jedermann weiss, dass aus derselben Eisen- oder Messingmasse mannigfache und ganz verschieden functionirende Apparate und Maschinen construirt werden können.

Um überhaupt ein Geschehen als Function der erzeugenden Bedingungen zu verstehen, hat im Allgemeinen die physiologische, wie jede andere naturwissenschaftliche Forschung dahin zu streben, die mitwirkenden Theile und wenigstens gewisse Eigenschaften derselben zu bestimmen, sowie den Anstoss zur Action und die zur Ausführung nothwendige mechanische Vermittlung aufzudecken. Je weiter rückwärts man nun eine Erscheinung verfolgt, um so mehr erweitert sich der Kreis bewirkender und verketteter Ursachen, doch genügt häufig ein Zurückführen auf nächste oder nähere, noch eine weitere Zergliederung zulassende Ursachen, um eine vorläufig befriedigende Erklärung eines Phänomens zu geben und eine bestimmte Basis für Folgerungen und fernere Forschungen zu gewinnen. Alle Naturwissenschaft vermag überhaupt nur auf Grund der durch Erfahrung bekannten Eigenschaften abzuleiten, was unter gegebenen Bedingungen mit Nothwendigkeit erfolgt, und wenn der Physiologe auf empirische Qualitäten baut, welche Resultanten aus verwickelten Componenten sind, so verfährt er hierbei nicht anders als der Physiker, dem häufig eine in Factoren zerlegbare Grösse als Ausgangspunkt für eine Forschung dient, oder der Mathematiker, der die Folge aus Voraussetzungen zwingend darlegt, auch wenn er complexe Grössen in die Rechnung einführt.

Es entspricht also einer durchaus correcten Methodik, wenn Bewegungen aus dem Zusammenwirken von Geweben oder aus dem Antagonismus von Zellhaut und Turgorkraft erklärt werden, oder wenn das Factum der Contractilität oder die Vereinigung von Eizelle und Samenfaden als Basis für weitere Studien benutzt wird.

Auf complexe Grössen, auf Eigenschaften (Entität der scholastischen Philosophie), die wir nicht weiter zergliedern wollen oder können, führt schliesslich das Streben nach letzten Zielen in jeder naturwissenschaftlichen Forschung. Auch Cohäsion, Elasticität, Schwere sind ebenfalls solche Eigenschaften und dereinst dürfte es auch gelingen, die Atome und den mit denselben verknüpften Complex von Eigenschaften noch weiter zu zergliedern. Im Princip steht also die physiologische Forschung auf keinem anderen Boden, als die übrigen Naturwissenschaften, wenn sie auch vielfach complexe Grössen als gegeben und vorläufig nicht weiter zerlegbar hinnehmen muss, also im allgemeinen die vitalen Vorgänge nicht so weit wie Chemie und Physik, auf Atome und einfache energetische Factoren zurückzuführen vermag.

Es ist somit keine Besonderheit der Physiologie, dass sie die specifischen Eigenschaften des Organismus aus Structur und chemischer Zusammensetzung nicht zu erklären vermag. Denn so gewiss sich z. B. die Eigenschaften einer Verbindung mit Nothwendigkeit aus Qualität und Verkettung der aufbauenden Atome ergeben, so ist doch selbst bei guter Bekanntschaft mit der Structur die Chemie nicht im Stande, alle Eigenschaften im Voraus zu construiren. Den letzten Grund der Dinge vermag Menschengeist so wenig wie die Unendlichkeit zu erfassen und mit vollem Recht konnte Newton sagen, dass der Mensch, der nach dem letzten Grund der Dinge sucht, damit zeigt, dass er nicht ein Mann der Wissenschaft ist.

Alles wahrnehmbare Geschehen entspringt aber in der Pflanze, wie ein jeder Vorgang in todten Massen aus einem Energiewechsel, aus Bewegung und Veränderung materieller Theile. Dabei fordert ferner die causale Verkettung, dass auch im Organismus alles Geschehen sich als nothwendige Folge aus den gegebenen Dispositionen ergiebt. Wie nun im Webstuhl durch progressiv veränderte Constellationen ein kunstvolles Muster im Gewebe zu Stande kommt, ist auch die gestaltende, überhaupt jede veränderte Thätigkeit des Organismus ein sicheres Zeichen für eine Verschiebung in den maassgebenden Constellationen, gleichviel ob solche Veränderungen selbstthätig oder unter dem Einfluss äusserer Eingriffe zu Stande kamen. Wären in einer Pflanze Aufbau und Betriebsmittel, überhaupt alle Eigenschaften eben so gut bekannt, wie für einen Webstuhl oder eine Spieldose, so würden uns auch die Leistungen der Pflanze, in gleichem Sinne wie die eines Mechanismus als naturgemässe Folgen aus den gegebenen Bedingungen verständlich sein.

Derzeit müssen wir freilich zufrieden sein, wenn es gelingt, wenigstens einzelne Functionen des Gesammtgetriebes zureichend auf die bedingenden Factoren zurückzuführen. Doch in dem verschleierten Lebensgetriebe walten sicherlich keine anderen Kräfte und Gesetze, als in der übrigen Natur. Und wie ein geschickter Handwerker mit demselben Handwerkszeug die mannigfachsten Kunstwerke herzustellen vermag, so ist es auch begreiflich, dass bei der unzähligen Menge der möglichen Combinationen mit den allgemeinen Mitteln und Kräften der wunderbare Aufbau und Betrieb des lebendigen Organismus erreicht werden kann. Wie mannigfach und verwickelt aber die zum Ziele führenden Operationen sind, die mit einander, nach einander und neben einander sich abspielten, das ist bei alleiniger Beachtung des Endresultates niemals zu entziffern.

Nichts drängt denn auch bei sachgemässem Erwägen zu der Annahme einer mystischen, nur in dem Organismus waltenden Lebenskraft, der mit der Erhaltung der Energie ohnehin die naturwissenschaftliche Berechtigung geraubt ist[1]). Will man aber unser Unvermögen, das Getriebe des Lebens zu durchschauen, als einen zureichenden Grund für die Forderung einer Lebenskraft zu Felde führen, so muss man auch dem Australneger die Berechtigung zugestehen, für die ihm gänzlich unverständliche Spieldose oder Uhr eine besondere unbegreifliche Kraft anzunehmen.

Ein intelligenter Mensch könnte sich aber sehr wohl zu vollem Causalverständniss der Spieldose oder Uhr durcharbeiten, wenn ihm auch jede Möglichkeit genommen wäre, einen solchen Mechanismus selbst zu bauen, oder irgend eine historische Kunde von der Erfindung und Vervollkommnung des Mechanismus zu erhalten. Dieses Beispiel mag daran erinnern, wie wir in unseren Forschungen den Organismen gegenüberstehen, die wir eben als historisch geworden, als gegeben hinnehmen müssen. Mögen wir also noch so eindringend die Vorgänge in einer Pflanze aus den von den Eltern überkommenen Dispositionen nach Ursache und Wirkung erklären, so ist damit natürlich noch nicht die Geschichte der Entstehung dieser Pflanzenart aufgehellt.

In ihren letzten Zielen und Fundamenten laufen alle Naturwissenschaften

1) Ueber die Lebenskraft vgl. z. B. Lotze, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 1842, Bd. 1; du Bois-Reymond Reden 1887, Bd. 2, p. 1.

auf einen einheitlichen Boden zusammen und wenn man dazu beachtet, dass die Eintheilung in einzelne Disciplinen nur eine Schöpfung menschlicher Anschauung und Abstraction ist, so erscheint es müssig, darüber zu streiten, ob die Physiologie oder auch die Astronomie, der Physik und Chemie coordinirt oder subordinirt sind. Thatsächlich hat jede dieser Disciplinen in gleichem Sinne Anspruch auf Selbständigkeit und speciell der Physiologie fällt als letztes Ziel die Aufgabe zu, die Bedeutung und Verwendung der im Weltall gebotenen elementaren Mittel und Kräfte für den Bau und den Betrieb der lebendigen Organismen zu erforschen. Dieses dürfte aber das schwierigste und verwickelste Problem sein, welches das gesammte Walten und Schaffen auf unserem Planeten stellt, und es ist selbstverständlich, dass ohne ein eingehendes Studium einfacher Verhältnisse, ohne die thatkräftige Unterstützung von Seite der Chemie und Physik, ein erfolgreiches Vordringen in das wunderbare Getriebe des lebendigen Organismus gar nicht möglich ist.

Wie aber die Physik und die Chemie eines früheren Jahrhunderts von dem Telephon oder den Theerfarbstoffen und den mannigfachen Verwendungen dieser Apparate und Stoffe keine Ahnung hatten und haben konnten, so dürfen wir auch mit Sicherheit behaupten, dass der derzeitige Erfahrungskreis der Physik, der Chemie und anderer Naturwissenschaften überhaupt nicht die Möglichkeit gewährt, die Gesammtheit aller Combinationen, Constellationen und Anwendungen zu überschauen und zu begreifen, denen Kräfte und Stoffe im Organismus dienstbar gemacht sind. Ein Mensch, der mühsam soeben das Lesen erlernte, vermag ja ebenso wenig vorauszusagen und zu begreifen, was durch die unendlich mannigfaltige Combination von Buchstaben und Worten ausgedrückt werden kann.

Bei der Nutzbarmachung der Erfahrungen auf anderen Gebieten darf aber nicht vergessen werden, dass nur durch die Fragestellung an den Organismus selbst entschieden werden kann, ob ein physiologischer Vorgang sich gerade so abspielt, wie es nach den derzeitigen physikalisch-chemischen Kenntnissen möglich erscheint. Denn auf Grund solcher Erfahrungen und unter dem Drucke dieser schlechthin das Geschehen im Organismus construiren, das gleicht der Logik jenes Landmanns, der beim Erblicken einer Lokomotive sicher zu wissen glaubte, dass ein Pferd darin stecke. Uebrigens ist wohl bekannt, dass gleiche oder scheinbar gleiche Endresultate sehr oft auf verschiedenem Wege erreicht werden.

Uebrigens operirt die Physiologie mit denselben Methoden wie andere Naturwissenschaften und so sind denn auch vergleichende Studien an verschiedenen Pflanzen ganz unerlässlich, um mit der Erweiterung des Gesichtskreises zugleich den Schlüssel für allgemeine Gesetze zu finden. Durch die vergleichende Forschung wurde auch, zunächst in morphologischer Hinsicht, das einende Band um Pflanzen und Thiere geschlungen und nur mangelhafte Induction hat lange Zeit die wichtige Erkenntniss verhindert, dass auch keine physiologische Schranke zwischen beiden Reichen besteht. Vielmehr gelten dieselben Principien nicht nur für die Leistungen, sondern auch für den Stoffwechsel der Pflanzen und Thiere und die Frage, in wie weit psychische Regungen zuerkannt werden sollen, ist für die Pflanzen und für die niederen Thiere in gleichem Sinne zu beantworten[1]).

---

1) Vgl. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893, p. 30.

In dem Protoplasmaorganismus ruhen aber, wie schon betont, alle Fundamente des Lebens und auch die höchsten Thiere und Pflanzen treten uns in der (befruchteten) Eizelle als einzellige Wesen, als ein einzelner Protoplast entgegen. Mag in diesem Stadium die formelle Aehnlichkeit noch so weitgehend sein, specifische Differenzen im Bau und überhaupt in den Dispositionen sind unbedingt auch schon jetzt vorhanden, sofern solche im Entwickelungsgang fernerhin zur Wahrnehmung kommen. Potentiell schlummert also in den verschiedenen Species des Genus Protoplast die Fähigkeit zu aller besonderen Gestaltung. Mit der fortschreitenden Entwickelung und Arbeitstheilung treten dann einzelne Functionen deutlicher hervor oder werden überhaupt erst mit der höheren Differenzirung ermöglicht. Jedenfalls sind aber mit der Anpassung an einen einzelnen Hauptzweck die dazu dienstbaren Vorgänge oft deutlicher und weniger getrübt durch das übrige Lebensgetriebe zu überschauen. Das Studium solcher specialisirter Processe ist deshalb von eminenter Bedeutung und ein sehr wichtiges Werkzeug für das Eindringen in das Getriebe des Protoplasten. Für dieses Ziel ist aber nicht minder bedeutungsvoll, dass schon in den einzelligen Organismen Fähigkeiten und Thätigkeiten in einem specifisch sehr ungleichen Grade ausgebildet sind.

§ 2. Aufgabe der Physiologie.

In den vorausgegangenen Betrachtungen sind bereits die Ziele der Physiologie gekennzeichnet. Diese laufen im Allgemeinen darauf hinaus, die Lebenserscheinungen als solche zu studiren, sie auf die näheren und ferneren Ursachen zurückzuführen und in ihrer Bedeutung für den Organismus kennen zu lernen.

Mit jedem Geschehen und Gestalten ist natürlich ein physiologisches Problem verknüpft. Doch ist die physiologische Einsicht in gar manche in morphologischer Hinsicht bekannte Erscheinungen zur Zeit so lückenhaft und so gering, dass an eine wirklich physiologische Behandlung nicht gedacht werden kann. Aber auch nicht alle Vorgänge, in welche die physiologische Forschung bis zu einem gewissen Grade vorzudringen vermochte, finden in diesem Buche Berücksichtigung, in dem die allgemeinen Kenntnisse über Stoffwechsel und Kraftwechsel, über Ernährung und Arbeitsleistungen der Pflanzen behandelt werden sollen.

Eine solche allgemeine Physiologie hat insbesondere nach dem Zusammenhang und nach dem Wesentlichen in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zu suchen und so zugleich nach Gewinnung der Fundamente zu streben, die wiederum zur Orientirung in der Mannigfaltigkeit unentbehrlich sind. Wie z. B. die allgemeine Physik die Eigenschaften des Dampfes oder der Elektricität, aber nicht alle die überaus mannigfachen Leistungen zu schildern hat, die mit jenen in der Natur oder in der Hand des Menschen erreichbar sind, so soll und kann es auch nicht Aufgabe der allgemeinen Physiologie sein, die Eigenheiten einzelner Pflanzen und Pflanzengruppen ausführlich zu schildern. Solches zu thun ist und bleibt Aufgabe monographischer Bearbeitungen und wir würden unseren Zweck verfehlen, wenn wir z. B. auf die Einzelheiten im Stoffwechsel und Kraftwechsel der Bacterien eingingen oder speciell die Entwickelungsmechanik

beleuchteten, die so weit sie physiologisch ist, ebenfalls ihre Fundamente in der allgemeinen Physiologie findet. Das gilt ebenso für die Sexualvorgänge. Und da wir uns zunächst mit den derzeit gegebenen Pflanzen beschäftigen, so dürfen wir uns auch versagen, auf die Frage nach der Entstehung und der erblichen Erhaltung der Arten einzugehen.

Unseren Zielen und Zwecken entsprechend vermögen wir auch nicht die Lebensverhältnisse der Pflanzen in Wechselwirkung und im Kampfe mit dem in der Natur gebotenem, variablem Complex von Bedingungen zu schildern. Um, wie nöthig, die Bedeutung der einzelnen Factoren beurtheilen zu lernen, muss der experimentirende Forscher zunächst unter Bedingungen arbeiten, die er besser zu beherrschen vermag, als die immer wechselnden Constellationen im Freien. Aus den engen Räumen des Laboratoriums wird es den wahren Forscher aber immer wieder in das Freie, zu unserer grossen und unerschöpflichen Lehrmeisterin treiben, um zu prüfen, wie weit an der Hand der gewonnenen Erfahrungen ein Verständniss des grossartigen und wechselvollen Waltens und Schaffens in der Natur möglich ist.

Die Gesammtheit derartiger Betrachtungen, welche die Lebensökonomie der Pflanze, die Beziehungen und Anpassungen im Verhältniss zur todten und lebendigen Umgebung zum Ziele haben, kann man als Haushaltslehre, als Oecologie zusammenfassen [1]). Solche Beziehungen vermögen wir auch dann zu überblicken, wenn unser Augenmerk nur auf Ziele und Zwecke gerichtet, und wenn die Causalität des Geschehens und Werdens unbekannt ist oder vernachlässigt wird. Mit solcher Vernachlässigung drängt sich mehr und mehr in den Vordergrund eine teleologische Betrachtung, die in ihrer Weise voll gerechtfertigt ist und die dem, welcher an ihrer Hand die Welt der Erscheinungen durchmustert, eine Fülle von Eigenheiten aufdeckt und im reichen Maasse neue Fragen stellt. Nur darf nie vergessen werden, dass Zwecke und Zweckideen erst auf Grund der realisirten Vorgänge im Geiste des ausserhalb stehenden Beobachters geschaffen werden und nicht die Ursachen des Geschehens und Gestaltens sind und sein können. In allen Fällen verbleibt also der Physiologie die Aufgabe, die causale Verkettung desjenigen Waltens und Schaffens aufzudecken, das unter den gegebenen Dispositionen und Verhältnissen zu dem beobachteten Endziele führt [2]).

Zweckentsprechend aber muss solches Walten und Schaffen sein, denn so gut wie der auf das Wasser angewiesene Fisch nicht auf dem Lande leben kann, vermag eine Pflanze nur da zu gedeihen, wo ihr die gebotenen Verhältnisse gestatten sich zu entwickeln und zu behaupten. Und wie immer im Laufe

---

1) Unter »Biologie« wurde früher (Aristoteles u. s. w.) und wird jetzt noch sehr oft (Spencer u. s. w.) die Gesammtlehre von den lebenden Wesen verstanden. Mir scheint es zweckmässig, dem Worte diese generelle Bedeutung zu bewahren und die Haushaltlehre, die in jüngerer Zeit oft als Biologie bezeichnet wurde, mit Haeckel »Oecologie« oder auch »Bionomie« zu nennen (Haeckel, Generelle Morphologie 1866, Bd. 1, p. 8, Bd. 2, p. 286; Systematische Phylogenie 1894, I., p. 386). Allerdings wäre es historisch auch gerechtfertigt, der »Physiologie« den gleichen Sinn wie der »Biologie« beizulegen. Doch darf man auch, wie es oft geschehen, die auf causale Erklärung zielenden Bestrebungen als »Physiologie« bezeichnen.

2) Vgl. über diese Fragen z. B. Lotze, Mikrokosmos, Bd. 1; Lange, Geschichte d. Materialismus, 2. Aufl. 1873, Bd. 1, p. 13; Wundt, System d. Philosophie 1889, p. 318.

der Bildungsgeschichte unserer Erde die derzeitigen Arten in ihrer zweckentsprechenden Gestaltung und Einrichtung ihren Ursprung genommen haben, so viel ist klar, dass nur Zweckmässiges sich erhalten konnte und Unzweckmässiges vergehen musste. In der That wurde auch schon im Alterthume dieser einfache und durchschlagende Gedanke in voller Klarheit von Empedokles ausgesprochen[1]).

§ 3. Das Wesen der Reizvorgänge.

Wie schon erwähnt, ist es durch die besonderen Dispositionen (Bau und Eigenschaften) ermöglicht, dass mit denselben Betriebsmitteln in den Organismen so überaus Mannigfaches erreicht und vollbracht wird. In analoger Weise ist auch in maschinellen Einrichtungen die Form einer Leistung nicht durch die Natur und das mechanische Maass der betreibenden Energiemittel bestimmt, sondern in erster Linie von den Eigenschaften des Substrates und von der besonderen Verkettung der Angriffspunkte unter sich und mit dem Ganzen abhängig. Und wie unter Anderem durch die Spannkraft einer Feder der gesetzmässige Gang einer Uhr betrieben oder einer Spieldose eine Harmonie von Tönen entlockt werden kann, hängt es auch von dem besonderen Aufbau und überhaupt den Eigenschaften einer Pflanze ab, welcher Art die Leistungsformen sind, welche durch chemische, osmotische Energie, überhaupt durch die an einem gegebenen Punkte angreifenden Kräfte erzielt werden.

Neben der Kenntniss der Betriebsmittel[2]) bedarf es also stets einer genügenden Einsicht in den Apparat, um die mechanischen Erfolge aus den bewirkenden nächsten Ursachen verstehen zu können. Das Getriebe ist aber natürlich nicht ohne gleichzeitige Berücksichtigung der Auslösungsvorgänge zu durchschauen, die im Organismus in viel mannigfaltiger Weise als in Maschinen benutzt werden, um Actionen einzuleiten, zu beschleunigen oder in neue Bahnen zu lenken und so auch die unerlässliche Regulation zu erreichen[3]).

Wenn wir nun speciell diejenigen Auslösungsvorgänge, welche sich in Verband mit der Lebensthätigkeit abspielen, als »Reizvorgänge« bezeichnen, so ist damit bestimmt ausgedrückt, dass wir in diesen nur solche specifische Eigenschaften sehen, die, wie das gesammte Lebensgetriebe, durch die besonderen Combinationen und Constellationen bedingt sind[4]). Zu diesem Schlusse führen mit

1) Lange, Geschichte d. Materialismus, 2. Aufl. 1873, Bd. 1, p. 23.

2) Vgl. über diese Pfeffer, Energetik 1892 und Bd. 2 dieses Buches.

3) Ich gebrauche hier »Auslösung« im generellen Sinne, folge also nicht Ostwald (Berichte d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften 1894, p. 338), der nur bei Neuschaffung einer Reaction von »Auslösung« redet und die Beschleunigungen in chemischen Reactionen als katalytische Erscheinungen bezeichnet Ob ein oder das andere zutrifft, ist übrigens in den physiologischen Reizungen zur Zeit oft nicht zu entscheiden. Zudem dürften diese beiden Kategorien zur Rubricirung der Gesammtheit der Reizvorgänge wohl nicht ausreichen.

4) Mit dieser Anschauung ist eine exacte naturwissenschaftliche Auffassung der Reizvorgänge geschaffen. Da diese nur Auslösungsvorgänge sind und sein können so mussten und müssen alle Bestrebungen scheitern, welche in den Fundamenten der

Nothwendigkeit dieselben Gründe, die zu der Abweisung einer besonderen Lebenskraft zwingen. Aber so wenig wie das ganze Lebensgetriebe vermögen wir auch die zu diesem zählenden typischen Reizvorgänge zumeist nicht oder doch nur in unvollkommener Weise causal zu überschauen. Bei mangelnder Einsicht hinwiederum kann es nicht Wunder nehmen, dass es oft zweifelhaft bleibt, in wie weit und in welchem Sinne in einer vitalen Thätigkeit Reizvorgänge betheiligt sind.

Natürlich ist die Beugung eines Astes durch eine Belastung oder die mechanische Ausdehnung einer Zelle durch Turgorkraft keine Reizreaction, sondern ein mechanisches Geschehen, das aber sehr wohl durch eine Auslösung inscenirt sein kann. Der Reiz giebt ja immer nur den Anstoss, ist also nur Veranlassung, dass der Organismus gemäss seiner Eigenschaften und mit den ihm zu Gebote stehenden Mitteln in diesem oder jenem Sinne reagirt und antwortet, oder, wenn wir wollen, handelnd auftritt. So wie ein Lichtstrahl für den Menschen nur Veranlassung ist, seine Bewegungsmittel zu verwenden, um aus dem Dunkeln nach dem Lichte zu eilen, so ist auch das Licht nur Veranlassung, dass die festgewurzelte Pflanze sich durch Krümmung, in der für sie allein möglichen Weise dem Lichte zu nähern sucht, nach dem die nicht an die Scholle gebundene Schwärmzelle schwimmend hineilt.

Je nachdem die Veranlassung zur Action in der Thätigkeit der Pflanze entspringt oder durch äussere Einwirkung herbeigeführt ist, wird man innere oder autonome[1]) von äusseren oder inducirten Reizursachen unterscheiden. Bei den inneren Auslösungen tritt uns die Reizursache für gewöhnlich nicht so klar entgegen, als bei einer äusseren Reizung, bei welcher zudem der Anstoss nach Wunsch variirt und mit den Erfolgen verglichen werden kann. Doch ist die innere Reizursache ebenso gut präcisirt, wenn z. B. ein im Organismus producirtes Enzym oder eine im Entwickelungsgang erzielte Druckwirkung als Ursache der Auslösung erkannt wird[2]). Bei inneren wie bei äusseren Reizen kann man also, je nach dem veranlassenden Agens, von chemischen, thermischen, photischen, elektrischen u. s. w. Reizen reden.

Reizvorgänge sind aber mit dem ganzen lebendigen Getriebe verkettet und es giebt vielleicht keine Einzelaction, in welcher nicht Reize als veranlassende, hemmende, vermittelnde oder regulirende Glieder eine Rolle spielen und spielen müssen. Reizbarkeit kommt demgemäss den niedersten, wie den höchsten

---

Reizvorgänge Eigenschaften zu finden suchen, die in principieller Hinsicht den Anorganismen durchaus fremd sind. Einiges hierauf und auf die geschichtliche Entwickelung unserer Kenntnisse und Auffassungen bezügliche findet sich in meinem Vortrag: Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893 (Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. und Aerzte). Uebrigens ist eine der Darstellung conforme Auffassung in der 1. Aufl. dieses Buches ausgesprochen und durchgeführt, nachdem ich schon zuvor (Osmotische Untersuch. 1877, p. 202) die Grundprincipien allgemein und in Ausdehnung auf die Gesammtheit der physiologischen Vorgänge entwickelt hatte.

1) Man bezeichnet solche auch als trophische Reize.

2) Es ist durchaus üblich, als »Ursache« ein einzelnes Moment in einer Causalkette zu bezeichnen, gleichviel ob es sich um eine Auslösung oder um die Mittel zur mechanischen Action handelt. Uebrigens hat nach Clifford Plato z. B. das Wort »Ursache« in 64fach verschiedenem Sinne gebraucht. Siehe auch Sigwart, Logik 1878, Bd. 2, p. 468.

Organismen zu, ist also eine allgemeine Eigenschaft aller lebendigen Substanz. In der specifisch ausgebildeten Reizbarkeit ist auch ein allgemeines Mittel geboten, um im Verkehr mit der Aussenwelt in so mannigfacher Weise reagiren zu können. Nicht minder sind aber mannigfache Reizvorgänge ganz unerlässlich, um das Getriebe in dem thätigen und in dem sich entwickelnden Organismus in regulatorischer Weise zu leiten und zu lenken. Das ist eben nur möglich, indem aus dem Gange und dem Ausmaasse der Thätigkeit dauernd veranlassende, beschleunigende und hemmende Reize entspringen, die je nach den Combinationen die Constanz erhalten oder progressiv zu veränderter Thätigkeit und Gestaltung führen. Auch in allen Erfolgen, die wir als Correlationen zusammenfassen, sind Reize im Spiele, deren Wirkung sich bis in die fernsten Organe erstrecken kann. Uebrigens werden in Maschinen und Apparaten ebenfalls in mannigfacher Weise Auslösungen benutzt, und es ist einleuchtend, dass mit Hilfe der Auslösungen viel mannigfachere Regulationen und zweckentsprechende Leistungen zu erreichen sind, als bei alleiniger Benutzung einer mechanisch äquivalenten Wechselwirkung.

Alles, was im physiologischen Getriebe dem Charakter der Auslösung entspricht, sehen wir als Reizvorgang an, gleichviel ob es sich um Bewegungen oder um eine nicht auffällige chemische Reaction handelt, und gleichviel ob eine Mimosa plötzlich sich bewegt, oder ob der Erfolg erst nach Tagen oder Wochen bemerklich wird. Eine wahrnehmbare Reaction ist natürlich stets die einzige Sprache, durch welche die Reizbarkeit der stummen Lebewesen verrathen wird, und bei dem Schmetterling, welcher dem Lichte zufliegt, ist diese Bewegung in gleichem Sinne das Zeugniss der Reizung, wie bei der Pflanze, die sich allmählich nach dem Lichte hinkrümmt.

Bei so genereller Bedeutung und Verbreitung begegnen wir Reizvorgängen in den verschiedensten physiologischen Problemen. Dieses nachdrücklich zu betonen, scheint mir um so mehr geboten, als bisher sehr oft die Betheiligung von Reizungen übersehen wurde und da ferner bei der Schilderung der realen Geschehnisse nicht immer ausdrücklich auf die mitbestimmenden Auslösungsvorgänge hingewiesen werden kann. Bei richtiger Würdigung der Sachlage kann übrigens kein Zweifel bestehen, dass z. B. in den durch Lichtentziehung erzielten formativen Veränderungen eine Reizreaction vorliegt, denn das Licht ist doch in jedem Falle nur die Veranlassung, dass die Pflanze mit Hilfe der ihr zu Gebote stehenden Mittel sich anders gestaltet. Oder wenn eine Pflanze, deren Wachsthum durch Mangel an Kalium zum Stillstand kam, durch Zufuhr eines Kaliumsalzes zu voller Entfaltung ihrer Thätigkeit veranlasst wird, so hat diese Zufuhr in jedem Falle als Reiz gewirkt, gleichviel welcher Art die Umsetzungen nach äquivalenten Verhältnissen sind, welchen das zugleich in den Stoffwechsel gerissene Kalium unterworfen wird.

Bei der unvollkommenen Einsicht in die physiologischen Reizvorgänge ist es wichtig, sich wenigstens in principieller Hinsicht Klarheit an den durch Menschenhand gebauten Apparaten und Maschinen zu schaffen. Auch in diesen hängt es durchaus von Bau und Eigenschaften ab, ob überhaupt eine Auslösung erfolgt und welcher Art die ausgelöste Reaction ist. Ein Fingerdruck erzielt z. B. nur dann Auslösung, wenn er an der richtigen Stelle gegen eine Spieldose gerichtet wird, und mit demselben Fingerdruck kann ebensowohl die Thätigkeit einer Dampfmaschine, als ein elektrisches Signal oder auch das Ertönen der

Harmonien einer Spieldose veranlasst werden. Ebenso reagirt nicht jede Pflanze auf einen bestimmten Eingriff und während bei Mimosa in Folge von Berührung die Blättchen sich zusammenschlagen, veranlasst Berührung bei der Flachsseide die Bildung von Haustorien. Hand in Hand mit solchen Reactionen, oder, bei anderen Pflanzen unabhängig davon, kann ferner durch Berührung eine veränderte Stoffwechselthätigkeit hervorgerufen werden.

Wenn also verschiedene Pflanzen auf den gleichen Anstoss verschieden antworten, wenn z. B. die eine Pflanze positiv, die andere Pflanze negativ geotropisch reagirt, so ist das nicht wunderbarer, als dass nach der Auslösung, vermöge der gebotenen Constellationen, die eine Dampfmaschine sich vorwärts, die andere sich rückwärts bewegt.

Auch ist selbstverständlich, dass zwischen dem auslösenden Agens und der ausgelösten Action jede beliebige formale und energetische Disproportionalität bestehen kann. Die geringe Energie eines Funkens genügt, um durch Entzündung einer Pulvermasse die riesigsten mechanischen Leistungen zu veranlassen und an derselben Maschine ist die ausgelöste Action nach Form und Arbeitsgrösse dieselbe, gleichviel ob die Oeffnung des Dampfsperrers sehr geringen oder einen sehr grossen Energieaufwand fordert, der in Auslösungsvorgängen auch grösser sein kann, als die ausgelöste Energie.

Durch eine erfolgreiche Auslösung muss ferner nicht plötzlich die ganze disponible Spannkraft in Action versetzt werden, wie es bei der Explosion des Pulvers und ebenso bei der Sinnpflanze zutrifft, deren Blätter bei einer Reizung die volle Bewegungsamplitude ausführen. Vielmehr wird sehr oft die ausgelöste Action mit zunehmender Energie des auslösenden Anstosses gesteigert. Das ist u. a. der Fall, wenn mit fortschreitender Verschiebung des Dampfsperrers der Gang der Maschine beschleunigt wird, und derartige Beziehungen bestehen zweckentsprechend in den meisten Reizreactionen der Pflanzen, so in zahlreichen Bewegungen, die sich mit der zunehmenden Reizwirkung des Lichtes, der Wärme, der chemischen Einflüsse ausgiebiger gestalten.

Ueber ein gewisses Maass, über die gebotenen Fähigkeiten hinaus, kann natürlich keine Reaction ansteigen und auch an Maschinen sind Einrichtungen herstellbar, welche regulatorisch wirken oder die bei zunehmender Intensität der auslösenden Wirkung eine Verlangsamung des Ganges oder endlich Stillstand erzielen. So ist auch wohl zu begreifen, dass die graphische Darstellung von Reiz und Reizreaction zumeist eine bis zu einem Maximum ansteigende und dann der Regel nach wieder abfallende Curve liefert.

Andererseits muss jeder Anstoss, um einen merklichen Erfolg zu erzielen, eine gewisse Intensität, den Schwellenwerth des Reizes übersteigen. Bei genügender Reizung wird ferner der Erfolg sogleich oder nach einem gewissen Latenzstadium bemerklich, um sich schnell oder langsam, während kurzer oder langer Zeit abzuspielen. Analoges bietet auch die Uhr, die durch einen Anstoss in Gang gesetzt, erst nach gewisser Zeit das Schlagwerk ertönen lässt. Hier hält dann der Gang an, so lange die Betriebskraft nicht erlischt, und das ist auch der Fall, wenn die kältestarre Pflanze durch Erwärmen in Thätigkeit versetzt wird und nunmehr, Nahrung vorausgesetzt, die Betriebsenergie selbstregulatorisch schafft.

Apparate können aber auch so construirt sein, dass derselbe Anstoss gleich-

zeitig verschiedene Auslösungen direct, oder indirect und vielleicht in zeitlicher Succession veranlasst. Die elektrische Telegraphie lehrt weiter, dass die Auslösungen auch fern von dem Angriffspunkt zur Geltung kommen können, und Reizleitungen, in anderer Weise vermittelt, sind zur Erzielung und Erhaltung des regulatorischen Getriebes in Pflanzen eine absolute Nothwendigkeit.

In jeder Reizung sind zunächst der veranlassende Anstoss, »der Reizanstoss oder die Reizursache« und der Erfolg, »die Reizreaction, der Reizerfolg« zu unterscheiden. Allein durch den Erfolg wird uns die Reizbarkeit verrathen, die in jedem Falle eine specifische Reactionsfähigkeit voraussetzt. An diese nächste Wechselwirkung zwischen dem auslösenden Agens und dem percipirenden Theile des Organismus hat sich als Folge und Bindeglied die zum Endziel führende Kette von Actionen zu schliessen, also »der Reizverlauf, die Reactionskette oder die Reizungskette«.

Diese Zergliederung ist eine logische Nothwendigkeit, also unabhängig davon, ob derzeit eine genügende Einsicht erreichbar ist. Uebrigens wird solche Zergliederung bei räumlicher Trennung des percipirenden und des reagirenden Theiles ad oculos demonstrirt. So percipirt z. B. nur die Wurzelspitze den zur geotropischen oder hydrotropischen Krümmung führenden Reiz und bei Drosera erfolgt die Krümmung nur in dem Stiele des Tentakels, während für den Contactreiz nur das Köpfchen empfindlich ist.

Sobald Perception und Action sich nicht an derselben Stelle abspielen, wird als Bindeglied eine entsprechende Transmission der Reizung zur Nothwendigkeit und thatsächlich sind solche Verkettungen in allen Pflanzen in vielseitiger und verwickelter Weise nothwendig und thätig. Denn ohne solchen Zusammenhang wäre ein einheitliches Zusammenwirken unmöglich und alle die wunderbaren Correlationserfolge, die auch zwischen den entferntesten Gliedern eines Baumes zur Geltung kommen, geben Zeugniss für weitgehende Reizübertragungen. In diesen wichtigen Reizleitungen handelt es sich sicherlich um sehr complicirte Probleme, doch lehrt die Reizfortpflanzung in Mimosa pudica, wie für einfache Verhältnisse auch einfache Mittel (Wasserbewegung) nutzbar gemacht sein können. Auch ist es natürlich zulässig und nicht selten, dass in einem Reizungsvorgang in irgend einer Weise Glieder des Organismus mitwirken, die für sich nicht lebendig sind.

Einem Menschen, welcher durch den Druck auf einen Knopf die Veranlassung giebt, dass ein Orchestrion sogleich oder erst nach einiger Zeit seine Harmonieen ertönen lässt, dem aber jede Einsicht in die verbindende und vermittelnde Kette versagt ist, einem solchen Menschen bleibt es ebenfalls verborgen, ob durch den auslösenden Druck direct der Sperrhaken gelöst wurde, oder ob durch den Druck ein elektrischer Strom geschlossen wurde, der in der Nähe oder in der Ferne eine Uhr in Gang setzte, die reflectorisch auslösend auf das Orchestrion wirkte, oder ob vielleicht die Explosion einer Mine, resp. irgend ein chemischer Process als Vermittelungsglied eingeschaltet wurde. Auch verrathen die erklingenden Töne nicht, ob die Betriebskraft des Orchestrions durch ein fallendes Gewicht, durch Wasser- oder Dampfkraft geliefert wird.

Nachdrücklich sei nochmals betont, dass die beste Kenntniss des auslösenden Anstosses und der Endreaction die vermittelnde Reactionskette nicht verräth, also jede mögliche Verwickelung in dieser zulässt, dass wir weiter dem

Enderfolge nicht ansehen, ob er mit gleichen oder mit verschiedenen Mitteln erreicht wurde, dass ferner gleiche Reize zu verschiedenem, ungleiche Reize zu demselben Enderfolg führen können.

Im Lichte dieser und ähnlicher Erwägungen wird man auch richtig zu würdigen wissen, warum mit der einfachen Thatsache einer Veränderung im Reizerfolg zunächst unentschieden bleibt, ob die maassgebende Ursache in dem Acte der Perception oder im Verlaufe der Reizreaction zu suchen ist. So wird z. B. trotz voller Bewahrung der Perception keine Reizkrümmung eintreten, wenn mit dem Auswachsen die angestrebte Actionsfähigkeit nicht mehr zur Ausführung gebracht werden kann.

Eine Pflanze, oder auch ein einzelnes Organ einer Pflanze, ist niemals nur für einen Reiz empfänglich. Denn neben den auf besondere Ziele gerichteten Actionen muss nothwendig jedem einzelnen Protoplasten diejenige Reizbarkeit zukommen, durch welche die allgemein nöthigen Functionen des Lebens (Stoffwechsel und Kraftwechsel) regulatorisch gelenkt werden. Uebrigens vermag z. B. während der Ausführung einer geotropischen Krümmung ein mechanischer Zug die Verstärkung der Zellwand, ein Wundreiz beschleunigte Athmung und Plasmaströmung zu veranlassen und neben der heliotropischen Krümmung kann der Lichtreiz auch andere formative Wirkungen erzielen.

Natürlich kann in einem Organe eine bestimmte Reizbewegung, zu der es besonders geeignet und geneigt ist, durch sehr verschiedene Anstösse ausgelöst werden, wie das z. B. sehr schön die Blätter von Mimosa pudica lehren. Eine solche Bevorzugung ist im Allgemeinen um so mehr zu erwarten, je einseitiger ein Organismus oder ein Organ einem bestimmten Ziele angepasst ist, und zur Kennzeichnung solcher Bevorzugung und Anpassung, aber auch nur in diesem Sinne, ist es berechtigt von specifischen Energieen zu reden[1]). Ein Organismus — für ein Organ gilt dasselbe — der ausnahmslos mit derselben Reaction, etwa einer bestimmten Bewegung, antwortete, trüge gar nicht die Bedingungen für seine Erhaltung in sich.

Die Thatsache, dass in demselben Stengel durch photische, thermische, chemische u. s. w. Reize ähnliche Krümmungsbewegungen veranlasst werden, lässt sich zu Gunsten specifischer Energieen (im strengen Sinne des Wortes) nur zu Felde führen, wenn absichtlich alle anderweitigen Reizbefähigungen in diesen Organen vernachlässigt werden. Uebrigens ist klar, dass gar kein anderes Mittel als eine Krümmungsbewegung zur Verfügung steht, wenn es sich darum handelt, den Stengel in der Richtung des Reizangriffes, also z. B. nach dem Lichte hin, zu bewegen.

Wir müssen aber nothwenig specifische Sensibilitäten für alle diejenigen, in ihrem Erfolge gleichartigen Reizreactionen voraussetzen, die sich vereint, aber auch unabhängig von einander vorfinden. Denn nur so ist es verständlich, dass, trotz der Bewegungsfähigkeit, das eine Pflanzenorgan für geotropische, heliotropische, hydrotropische Reize, das andere Organ nur für geotropische oder nur für heliotropische Reize empfänglich ist.

An höhere Differenzirung ist die Reizbarkeit so wenig gebunden, wie das

---

1) Es gilt das generell für die specifischen Energieen im Sinne von **Johannes Müller**, auch in Bezug auf höhere Thiere.

Leben und selbst niedere Pflanzen geben in Bezug auf Mannigfaltigkeit und Feinheit der Sensibilität den Thieren nichts nach. Ja es geht uns sogar z. B. ein directes Wahrnehmungsvermögen für die ultravioletten Strahlen ab, die auf viele Pflanzen sehr energische Reizwirkungen ausüben.

Unter den in formeller und energetischer Hinsicht so verschiedenen Reizvorgängen lassen sich immerhin als zwei Typen die transitorischen oder rückregulirenden von den stationären oder permanenten Reizreactionen unterscheiden. Im ersten Falle, welchem die Reizbewegungen der Blätter von Mimosa zugehören, kehrt das Organ nach vorübergehender Action durch selbstregulatorische Thätigkeit in die frühere Gleichgewichtslage zurück, während es im zweiten Falle gerade darauf abgesehen ist, in der Pflanze einen neuen, den veränderten Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand herzustellen[1]). Ein solcher wird u. A. durch eine heliotropische Krümmung geschaffen, nach deren Vollendung der Stengel in der gewonnenen Lage verharrt, so lange der Lichtreiz und die übrigen Verhältnisse unverändert bleiben.

Ein analoges Verhältniss ist geboten, wenn durch Erhöhung der Temperatur in einer kältestarren Pflanze das Wachsthum erst erweckt oder in einer schon thätigen Pflanze beschleunigt wird. Denn die Temperatur veranlasst doch nur Thätigkeiten, die mit den in der Pflanze zur Verfügung stehenden Mitteln und Kräften betrieben werden, und eine auslösende Wirkung kommt der Temperatur ebenfalls nur zu, wenn durch Erwärmen einer Kohle die Verbrennung und damit die Entwickelung von Energie eingeleitet wird.

Die Continuität der Wärmewirkung ist aber für die Erhaltung des stationären Zustandes ebenso gut Bedingung, wie die Continuität des Lichtreizes zur Erhaltung der heliotropischen Krümmung. Wie diese, so lange Bewegungsfähigkeit zu Gebote steht, mit sinkendem Lichtreiz abnimmt oder schwindet, so vermindert sich mit sinkender Temperatur die von dieser abhängige Thätigkeit.

Eine durch eine Veränderung angezeigte Reizreaction wird sachgemäss nur beim Uebergang von der einen zu der anderen Gleichgewichtslage bemerklich. In einem Reizzustand aber befindet sich der Organismus auch im stationären Gleichgewicht und ein entsprechender Reizzustand durch Temperatur (oder durch andere Agentien) ist demgemäss eine der formalen Bedingungen für die vitale Thätigkeit. Wenn diese correcte Betrachtung, der wir schon bei Johannes Müller[2]) begegnen, in der Botanik noch nicht Gemeingut wurde, so ist das nur ein Beweis dafür, dass oft eine klare und folgerichtige Auffassung der Reizvorgänge vermisst wird.

In analogem Sinne kommen u. A. Kalium- oder Stickstoffverbindungen gleichzeitig als formale Bedingungen und auslösend in Betracht und die Reizwirkung ist sehr auffällig, wenn eine durch Stickstoffhunger gehemmte Pflanze durch Zufuhr von Salpeter zu voller Thätigkeit gebracht wird. Thatsächlich bringt es die wechselseitige Verkettung des Gesammtgetriebes mit sich, dass von jedem Stoffwechsel, von jeder mechanischen Wechselwirkung irgendwie auslösende Actionen ausstrahlen und dieserhalb wird im Athmungsprocess, oder wenn wir wollen durch Sauerstoff, nicht nur Betriebsenergie geschaffen, sondern

1) Zwischen beiden Typen gibt es übrigens Bindeglieder.
2) J. Müller, Handbuch d. Physiologie d. Menschen 1844, 4. Aufl., p. 28.

direct oder indirect für Reizungen gesorgt. Nothwendiger Weise werden also vielfach, doch keineswegs in allen Fällen, die auslösenden Agentien mit in den Stoffwechsel oder überhaupt in die Reaction gerissen[1]).

Wie schon mit obigem gekennzeichnet, laufen die generellen und speciellen formalen Bedingungen nicht allein auf die nothwendige Induction gewisser Reizzustände hinaus, vielmehr muss auch das Material für den Aufbau und die Energie für den Betrieb dem Organismus zur Verfügung stehen.

Bei Darbietung und bei voller Constanz der nöthigen Aussenbedingungen verschiebt sich die Gleichgewichtslage aber, wenn mit dem Entwickelungsgang oder überhaupt mit der Thätigkeit veränderte Dispositionen im Organismus geschaffen werden. Die aus solchen Ursachen entspringenden autonomen Vorgänge kann man also auch als die Reactionen der lebendigen Organismen bei normalen Lebensbedingungen, die inducirten Vorgänge als die Reactionen auf die Veränderungen der äusseren Bedingungen bezeichnen.

Da die Erfolge stets von den gegebenen Dispositionen abhängen, die mit dem Entwickelungsgang und den äusseren Einflüssen veränderlich sind, so müssen nothwendiger Weise die gleichzeitigen und die vorausgegangenen anderweitigen Reizwirkungen die Reizstimmung und mit dieser denjenigen Reizerfolg beeinflussen, welchen ein bestimmter auslösender Anstoss erzielt. Bei der innigen Verkettung aller Vorgänge dürfte deshalb wohl keine Reizung ohne jeden Einfluss auf andere Reizvorgänge bleiben, wenn es auch nicht immer zu einem merklichen Erfolge kommen muss.

Das gilt allgemein, auch in Bezug auf die Reizstimmung, welche von den formalen Bedingungen abhängt und mit diesen veränderlich ist. Durch zu niedere Temperatur wird überhaupt die Reizbarkeit sistirt und gleiches kann durch zu hohe Temperatur (wir können auch sagen durch Ueberreizung) erzielt werden. Doch vermag z. B. in dem thätigen Organismus eine Aenderung der Temperatur die Reizstimmung auch so zu verschieben, dass die bis dahin positiv heliotropische Reaction in eine negativ heliotropische Bewegung verwandelt wird.

In principieller Hinsicht aber ist es ohne Bedeutung, ob solche Verschiebung der Reizstimmung durch Allgemeinbedingungen oder durch nicht unbedingt nothwendige Eingriffe erzielt wird. Uebrigens wird an Mechanismen in einem analogen Sinne eine Verschiebung der Reactionsfähigkeit ermöglicht und bei der Spieldose ist z. B. die Verschiebung der Achse die Ursache, dass nunmehr auf den auslösenden Fingerdruck mit einer anderen Melodie geantwortet wird.

An dieser Stelle kann natürlich nur auf einige Beispiele der mannigfachen gegenseitigen Beeinflussung physiologischer Reize hingewiesen werden. So wird durch Verletzung des Keimblattes von Avena die heliotropische Sensibilität für einige Zeit sistirt. Dagegen veranlasst das Decapitiren der Tanne eine geotropische Aufrichtung der nächsten Seitentriebe und in manchen Rhizomen veranlasst Beleuchtung, dass an Stelle der transversalen eine positiv geotropische Reaction tritt. Bei gewissen Pflanzen ist eine bestimmte von der Schwerkraft

---

1) Zu dem allgemeinen Charakter der Auslösungen gehört es keineswegs, wie Hüppe (Verhandlungen d. Gesellsch. deutscher Naturf. und Aerzte 1893, p. 154) irriger Weise annimmt, dass der auslösende Anstoss einen Energiezuwachs in die ausgelöste Action trägt. Vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 239.

abhängige Induction nothwendig, um die Bedingungen für die von dem täglichen Beleuchtungswechsel abhängigen periodischen Bewegungen zu schaffen. Ferner wird vielfach mit der zunehmenden Intensität eines chemischen oder anderen Reizes die Sensibilität in einem bestimmten Verhältniss abgestumpft (Weber's Gesetz) oder auch anderweitig modificirt und eine Abstumpfung oder Sistirung mancher Reizreactionen wird bekanntlich durch Aether oder Choroform herbeigeführt. Ueberhaupt vermögen nicht nur die formalen Bedingungen Thätigkeit und Entwickelung und somit die davon abhängige Verschiebung der Reizbarkeit zu veranlassen. Denn solches verursacht auch der abnorme Verlust der Frühjahrstriebe in den dadurch zur Entwickelung angeregten Reserveknospen.

Alle diese und andere Umstimmungen sind aber für die Pflanze sehr bedeutungsvoll und oft das Mittel, um eine den veränderten Verhältnissen entsprechende Reactionsfähigkeit zu schaffen. In Hinsicht auf die verschiedenen Ziele kann es somit nicht Wunder nehmen, dass uns als Folgen der Umstimmung ebenso wohl Beschleunigung oder Hemmung, als auch Neuschaffung von Reizreactionen entgegentritt. Uebrigens weiss jeder aus seinen eigenen Erfahrungen, dass mit besonders intensiver Inanspruchnahme eines Sinnesorganes oder durch Concentrirung der Thätigkeit auf ein bestimmtes Ziel eine anderweitige Abstumpfung der Empfindlichkeit und Aufmerksamkeit Hand in Hand gehen kann.

Zum Uebergang in die veränderte Reizstimmung bedarf es, wie auch zur Realisirung von Reactionen, theilweise sehr kurzer, theilweise langer Zeit. So pflegt die Accommodation an die veränderte Temperatur oder an die abstumpfende Wirkung gewisser chemischer Reize sehr schnell vollzogen zu sein, während in vielen Fällen aus der langsamen Erreichung des Endziels der Reaction zu entnehmen ist, dass es langer Zeit zur vollständigen Induction der neuen Reizstimmung bedurfte. In diesem Falle und ebenso bei der Wiederherstellung der früheren Aussenbedingungen wird somit eine kürzere oder längere Nachwirkung beobachtet, die überhaupt nicht ausklingt, wenn eine Induction inhärent fixirt wird. Letzteres gilt z. B. für die Bilateralität, die dem Thallus von Marchantia während der Entwickelung aus den Brutknospen durch einseitige Beleuchtung aufgedrängt wird. Dem Wesen der Sache nach ist aber eine inhärente Induction immer erreicht, wenn ein Organismus durch äussere oder innere Veranlassung irgendwie veränderte bleibende Eigenschaften und damit verändertes Reactionsvermögen gewinnt.

Damit ist zugleich genugsam gekennzeichnet, dass eine Pflanze nach Wiederherstellung der zuvorigen Bedingung auf den alten Zustand und in die frühere Reizstimmung zurückkehren kann, aber nicht zurückkehren muss. Eine solche Rückkehr wird z. B. für die Stossreizung von Mimosa und auch an wachsenden Keimlingen beobachtet, so lange nicht durch die Progression der Entwickelung eine Verschiebung oder eine Fixirung erzielt ist. Auch kann man in gewissem Sinne hierher die mit der Beleuchtung umkehrbare Bilateralität der Prothallien der Farne, der Zweige von Thuja etc. rechnen, bei denen allerdings die Inversion nur die neuen Zuwachse trifft.

Aus dem Vorausgegangenen ergiebt sich von selbst, dass der Erfolg zweier gleichzeitiger Reize nicht einfach gleich der Summe der Einzelwirkungen sein muss, selbst dann nicht, wenn die mechanische Ausführung solche Summation

gestatten würde. Auch ist klar, dass es für den Endeffect nicht immer gleichgiltig ist, ob differente Reize simultan oder succedan zur Wirkung kommen.

Eine correcte Methodik wird natürlich bei Constanz der anderen Factoren die Wirkung eines einzelnen oder einiger Reize studiren und in diesem Sinne darf man von einfacher und combinirter Reizung (Induction), oder von isogener und heterogener Induction reden[1]). Thatsächlich ist freilich die Reizstimmung und damit der Reizerfolg stets von den vorausgegangenen Reizungen und Inductionen abhängig und so gut wie in der Lebensthätigkeit selbst sind also in jeder Reizwirkung verschiedene Reizursachen combinirt.

Dass aber in der That unter Zuhilfenahme von Auslösungen eine unabsehbare Mannigfaltigkeit der Reactionsfähigkeit und der regulatorischen Lenkung eines Getriebes möglich ist, das vermögen auch die real benutzten und die denkbaren maschinellen Einrichtungen zu versinnlichen und solche Erwägungen können nicht zweifelhaft lassen, dass ohne die innige Verkettung und Verwebung mit Reizvorgängen die wunderbare Lenkung der Lebensthätigkeit gar nicht denkbar wäre.

Bei dem Versuche die maassgebenden Fundamente der so unendlich vielseitigen Reizvorgänge zu kennzeichnen, konnte natürlich nicht auf Besonderheiten hingewiesen werden, deren Allgemeinverständniss in consequenter Verfolgung des Gesagten möglich erscheint.

Dahin zählen u. A. die vielseitigen und merkwürdigen Accommodationen, die im Allgemeinen als das Resultat aus dem allmählichen Uebergang in die neue Gleichgewichtslage, in Verkettung mit der selbstregulatorischen Lenkung der Thätigkeit anzusehen sind. Vermöge solcher Accommodation werden z. B. bei allmählicher Inanspruchnahme Giftmengen ertragen und Gewichte getragen, die zuvor Vergiftung, beziehungsweise Zerreissung herbeigeführt hätten. Ein weiteres Beispiel bietet die Thatsache, dass die Pflanze, bei spärlicher Darbietung von Sauerstoff oder von Nahrung, in einiger Zeit in verlangsamte und ökonomischere Thätigkeit übergeht.

Mit solchen Beispielen ist zugleich demonstrirt, dass es durchaus nicht gleichgiltig ist, ob sich der Wechsel der Verhältnisse plötzlich oder allmählich vollzieht. Uebrigens ist bekanntlich in rein mechanischer Hinsicht, also auch in Bezug auf Reizung, die Wirkung eines Stosses eine andere, als die eines langsam anschwellenden Druckes und bei schnellem Beugen zerbricht der Stahlstreif, der bei langsamem Vorgehen eine weitgehende Krümmung zulässt.

Auch ist wohl zu verstehen, dass für kürzere Zeit eine mechanische oder auslösende Wirkung von hoher Temperatur, Nahrungsmangel u. s. w. ertragen

---

1) Damit erhalten diese Worte freilich eine andere Bedeutung als bei Noll (Heterogene Induction 1892, p. 11), der die Allgemeinheit heterogener Induction und damit die Allgemeinbedeutung der Reizinductionen ganz verkannte (vgl. Pfeffer, Die Reizbarkeit 1893, p. 22). Es wäre aber doch gewiss eine durch nichts zu rechtfertigende Willkür, wenn man gerade die allgemeinsten Reizinductionen bei Seite schieben und nur einige besonders auffallende combinirte Inductionen für eine so ganz generelle Frage ins Auge fassen wollte. Uebrigens ist eine scharfe Grenze zwischen allgemeinen und nicht allgemein nothwendigen Bedingungen gar nicht zu ziehen und auch jeder nicht nothwendige Reiz ist für die gerade damit erreichte Reizstimmung zugleich eine formale Bedingung. In solchen Erwägungen dürfte auch wohl Herbst (Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 732) seine Bedenken fallen lassen.

wird, die bei längerer Dauer schädlich und tödtlich wirkt. Schon dann ist das Absterben unvermeidlich das endliche Resultat, wenn die gebotenen Bedingungen Wachsthum und Vermehrung nicht gestatten.

Unter allen Umständen aber, das sei nochmals betont, ist sorgfältig zu beachten, dass alles Geschehen durch die specifischen Eigenschaften des Organismus bestimmt wird. Von diesen hängt es ab, ob überhaupt Thätigkeit möglich ist, und in welchem Sinne sich diese gestaltet, und ebenso werden durch die inneren Eigenschaften die Erfolge bestimmt, die äussere Einwirkungen hervorrufen, gleichviel, ob es sich um mechanische oder auslösende Wechselwirkungen handelt.

Eine bestimmte Constellation äusserer Verhältnisse ist aber für die Existenz und für die Actionsfähigkeit der Pflanze unerlässlich, und innerhalb der physiologisch zulässigen Grenzen influiren die äusseren Bedingungen nach Maass und Zeit auf alle Thätigkeit und Gestaltung des Organismus. Diese allgemeinsten Beziehungen gelten übrigens für die Ursachen und die Qualität der Veränderungen in jedem beliebigen Körper. Denn von den Eigenschaften, die einem Stück Eisen oder einer Maschine innewohnen, hängt es ebenfalls ab, ob überhaupt und in welchem Sinne physikalische oder chemische Eingriffe wirken. Dementsprechend ist aber auch jede Veränderung in dem Geschehen ein untrügliches Zeichen, dass in irgend einer Weise eine Verschiebung der bisherigen Gleichgewichtsbedingungen eintrat.

Im Allgemeinen wird in der thätigen Pflanze, sowie in der Bildungsgeschichte unseres Planeten, weit weniger durch plötzliche und desshalb mehr in die Augen springende Eruptionen und Actionen erreicht, als durch langsames Walten und Schaffen, das, wenn es auch im Augenblick unmerklich ist, doch vermöge der Stetigkeit mit der Zeit die gewaltigsten Leistungen zu vollbringen vermag.

Demgemäss kommt auch im Speciellen, z. B. den plötzlichen Reizreactionen, (wie dem Zusammenschlagen der Blättchen der Sinnpflanze), nicht eine so generelle Bedeutung zu, wie dem Heere der langsamer und stetig wirkenden Reactionen und Regulationen. Da mit diesen sehr gewöhnlich selbstregulatorisch der Umsatz und die Beschaffung der Betriebsmittel gelenkt wird, so bedarf es für solches Walten nicht gerade eines grösseren Vorrathes von leicht in Action zu setzender Spannkraft, die allerdings im Vorrath geschaffen werden muss, um z. B. die bekannte Reizbewegung der Mimosa pudica zu ermöglichen. Ein labiler Zustand im Sinne der Mechanik ist überhaupt nicht eine nothwenige Vorbedingung für eine Auslösungsreaction[1]).

Da der Organismus das Object der physiologischen Studien vorstellt, so ist es geboten, in Anschluss an dessen Eigenschaften und Functionen die Bedeutung und Wirkung der Aussenwelt zu kennzeichnen. Dabei bleibt es unbenommen gelegentlich von der Aussenwelt auszugehen und die verschiedenen physiologischen Erfolge zu erläutern, die dasselbe Agens zu verursachen vermag. Thatsächlich geht wohl kein Eingriff ganz spurlos an dem Organismus vorbei und, wenn wir vom Magnetismus absehen, sind physiologische Reactionen für alle Energieformen bekannt.

Bei den äusseren Eingriffen handelt es sich, wie ausgeführt wurde, ent-

1) Pfeffer. Die Reizbarkeit 1893, p. 11.

weder um Wechselwirkungen nach äquivalenten Energieverhältnissen, oder um auslösende Wirkungen. Doch lassen sich, wie es theilweise schon geschah, die äusseren Factoren, resp. die von denselben abhängigen Erfolge, auch nach anderen Gesichtspunkten betrachten, z. B. mit Rücksicht auf den Zweck oder auf den höheren oder geringeren Werth für die Pflanze, oder in Beziehung auf die Gestaltung der Reaction, oder die directe oder indirecte Verkettung mit dem Erfolge. Es ist indess nicht nöthig, auf diese und andere Betrachtungsweisen einzugehen, für welche keine neuen Principien in Frage kommen.

§ 4. Causalität der Entwickelung und Gestaltung.

Wurden bis dahin namentlich einzelne Functionen ins Auge gefasst, so gelten gleiche Normen doch ebenso für die Gesammtthätigkeit in jedem einzelnen Entwickelungszustand und somit für alles Geschehen im Verlaufe des ganzen Entwickelungsganges einer Pflanze. Denn der Entwickelungsgang ist eine Kette von Ursachen und Wirkungen, in welcher selbstthätig veränderte Dispositionen und damit veränderte Thätigkeit in stetiger Folge geschaffen werden (§ 1). Ein solcher Causalzusammenhang muss nothwendig gefordert werden, wenn auch unsere derzeitigen Kenntnisse nicht gestatten, den Entwickelungsgang und die specifische Gestaltung als eine nothwendige Folge aus den gebotenen Dispositionen abzuleiten. Wir müssen es also als eine gegebene Eigenschaft hinnehmen, dass aus dem Samen einer Eiche stets nur diese Pflanzenart erwächst, dass das Blatt einer Eiche sich ein für allemal anders als das Blatt einer Buche, dass die Wurzel einer Buche sich anders als die Frucht dieses Baumes gestaltet, dass allgemein die Abstammung über die Art der Thätigkeit und der Gestaltung entscheidet, dass sich die Eigenschaften der Eltern in den Nachkommen wiederholen.

Vermöge der gekennzeichneten Wechselwirkung mit der Aussenwelt fällt die Gestaltung, welche die Pflanze und jedes einzelne Glied dieser aus inneren Ursachen (die auch historische oder ererbte Eigenschaften, specifischer Bildungstrieb, Eigengestaltung oder Automorphose genannt werden) anstrebt, unter ungleichen äusseren Einflüssen mehr oder weniger verschieden aus, ohne dass damit der eigentliche Kern der erblichen Charaktere zerstört wird. Denn die individuellen Abweichungen, die durch eine bestimmte Constellation äusserer Einwirkungen aufgedrängt werden, kehren in den Nachkommen nicht wieder, wenn diese unter anderen äusseren Bedingungen heranwachsen. Das gilt allgemein, wird aber zumeist am deutlichsten durch die morphogenen (formativen) Vorgänge zum Ausdruck gebracht. Wenn wir desshalb auf diese vorwiegend Rücksicht nehmen, so ist doch jede abweichende Gestaltung zugleich ein untrügliches Zeugniss für eine entsprechende Modification im Stoffwechsel. Da aber alles physiologische Geschehen von inneren und äusseren Factoren abhängig ist, so kann man jede besondere Form als das Product aus dem Zusammenwirken von Automorphose und Heteromorphose bezeichnen[1]).

1) Zur Bezeichnung der von aussen inducirten Gestaltungen wähle ich Hetero-

Jede individuelle Standortsform giebt Zeugniss für einen heteromorphotischen Erfolg, der, bei genügender Reactions- und Accommodationsfähigkeit, in manchen Pflanzen so weit gehen kann, dass man, ohne Kenntniss der Bindeglieder, die Extreme als besondere Arten bezeichnen würde. Es genüge hier an die Wasser- und Landformen gewisser Pflanzen, sowie an die besondere Gestaltung mancher Algen und Pilze in concentrirten Lösungen, oder gewisser Pilze bei Gährthätigkeit zu erinnern. Ferner können gewisse Algen durch die Culturbedingungen dazu gezwungen werden, entweder nur sexuelle oder nur asexuelle Fortpflanzungsmittel zu erzeugen. Ohne entsprechende Variation der Aussenbedingungen würde also an einem solchen Organismus in der Natur kein Generationswechsel beobachtet werden, sowie es bei ewiger Constanz der Aussenbedingungen einen von dem Jahres- oder dem Tageswechsel abhängige Periodicität nicht geben könnte.

Wenn in der Natur thatsächlich eine volle Constanz nicht geboten wird, so können doch zweifellos sehr viele, ja wohl die meisten Pflanzen, bei voller Gleichheit der formalen Constellationen gedeihen und sich dauernd erhalten. Doch dürfte für andere eine gewisse Veränderung in diesen Constellationen geradezu eine Existenzfrage sein. Streng genommen trifft dieses zu bei denjenigen heteröcischen Parasiten, die normaler Weise den Wirth wechseln müssen, um die Bedingungen für volle Entwickelung und Erhaltung zu finden.

In dem antagonistischen oder mutualistischen Zusammenwirken werden ebenfalls sehr auffällige Heteromorphosen, oder was hier dasselbe sagt, formative (morphogene) Reizwirkungen erzielt. Ich erinnere nur an die specifische Gestaltung der Gallen und an Euphorbia cyparissias, deren Sprosse in besonderer Gestaltung uns entgegentreten, so lange das parasitische Aecidium in denselben haust. Und nicht minder lehren die Flechten in sehr instructiver Weise, wie sich mit der Constanz der Bedingungen typische Formen dauernd erhalten.

Wie früher allgemein betont wurde, sind aber die äusseren Eingriffe (abgesehen von mechanisch modellirenden), nicht selbst das Gestaltende und Formgebende, sondern nur die Ursachen für eine modificirte Thätigkeit in der Pflanze, die zu veränderten Formen führt. Wenn man demgemäss zu Kennzeichnungen der äusseren Ursachen von Photomorphose, Chemomorphose, Barymorphose[1]) redet, so ist damit natürlich, analog wie bei Heliotropismus u. s. w., die Kette der zum Erfolg führenden inneren Vorgänge nicht präcisirt.

In diesen überaus complicirten inneren Processen aber spielen, wie schon hervorgehoben wurde, auch diejenigen Wirkungen eine ausgedehnte Rolle, welche verschiedene Organe und Zellen einer Pflanze auf einander ausüben, Wirkungen, die zwar in der Pflanze ihren Ursprung haben, für den beeinflussten Theil jedoch aus der Umgebung stammen und desshalb im Princip wie die auf die Aussenwelt sich zurückführenden Eingriffe zu beurtheilen sind. Dabei können natürlich von lebenden Complexen Eingriffe besonderer Art ausgehen und damit Erfolge erzielt werden, wie sie nur dem Leben eigenthümlich sind.

---

morphose oder Xenomorphose, da die von Sachs (Flora 1894, p. 231) in generellem Sinne angewandte »Mechanomorphose« von Herbst (Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 739) speciell für die Erfolge durch Druck und Zug verwandt wird.

1) Sachs, Flora 1894, p. 231; Herbst, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 722.

Das ganze Lebensgetriebe ist überhaupt aus Ketten von Wechselwirkungen zusammengesetzt und eine mannigfache und allseitige correlative Beeinflussung aller Theile ist absolut nothwendig, um trotz aller allseitigen und einseitigen Veränderungen ein harmonisches Zusammenwirken und damit die Bedingungen für Gedeihen und Existenz zu schaffen und zu erhalten. Bei solcher innigen Verkettung zum einheitlichen Ganzen muss demgemäss eine autonome oder inducirte Veränderung in dem einen Organ sich, wenn auch öfters unmerklich, in den übrigen Organen, wiederspiegeln. Thatsächlich bietet jedes Kapitel der Physiologie Belege für auffällige gegenseitige Beeinflussung der Glieder eines Pflanzenkörpers.

Es möge genügen, darauf hinzuweisen, dass Wurzel und Spross sich gegenseitig mit Nahrung zu versorgen haben, dass desshalb eine unzureichende Function der Wurzel das Wachsthum in den Sprossen retardiren muss, dass ferner der Consum allgemein die Richtung und Ausgiebigkeit der Stoffwanderung regulirt und ohne Consum umgekehrt Aufnahme und Production in den vermittelnden Organen endlich zum Stillstand kommen müssen. Ueberhaupt zählt hierher das ganze Heer der so mannigfachen und oft so wunderbaren Correlationen, von denen manche schon seit langer Zeit die Aufmerksamkeit auf sich lenkten [1]).

Diese stetig waltenden Correlationen werden begreiflicher Weise vielfach erst durch die Veränderungen illustrirt, welche durch Modification der bisherigen Bedingungen und Verkettungen herbeigeführt werden. Eine solche Modification und zwar in einschneidender Weise wird auch durch die Zergliederung der Pflanze herbeigeführt, denn damit werden die aus dem bisherigen Verbande entspringenden Einwirkungen unmöglich gemacht und zudem werden durch die Verletzung direct oder indirect neue Verhältnisse und Reactionen geschaffen. Diese Folgerungen finden in zahlreichen Erfahrungen ihre Bestätigung. Erinnert mag daran werden, dass an den separirten Wurzelstücken Sprosse entstehen, dass ruhende Knospen durch Entfernen der Frühjahrstriebe zur Entwickelung gebracht werden, dass an Schnittflächen in Folge des Wundreizes und der geschaffenen Freiheit Zellen von neuem das Wachsthum aufnehmen, um Callus und Wundgewebe zu bilden. Diese und andere Fälle liefern auch Beispiele für weittragende Rückwirkungen und Reizwirkungen. Denn durch das Austreiben der Knospen können Reservestoffe in entfernten Theilen mobilisirt werden und eine Verletzung der Wurzeln macht sich in dem entfernten Sprossgipfel bemerklich.

Wie in einem wohlgeordneten Staate der Einzelne dem Ganzen dienstbar und nützlich ist, mit dem Zusammensturz der bisherigen Ordnung aber der um seine Stelle gekommene Beamte gezwungen sein kann, seine Fähigkeiten zu Diensten und Arbeiten zu verwenden, die er bis dahin nicht genöthigt und

1) Ich fasse hier unter »Correlation«, wie es im wesentlichen auch von de Candolle und Ch. Darwin geschah, alle physiologischen Wechselbeziehungen zusammen, gleichviel ob sie in einem Stoffwechselprocess oder in einem formativen Vorgang zum Ausdruck kommen. Bei der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen lassen sich natürlich nach Ursachen, Verkettungen, Erfolg verschiedene weitere Eintheilungen bewerkstelligen. Vgl. z. B. Herbst, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 721; Goebel, Flora 1895, Ergzbd., p. 195.

gewohnt war, auszuführen, so ist auch im Staate der Pflanzen die Thätigkeit der einzelnen Zelle (und ebenso eines Organes) in der oben bezeichneten Weise vom Ganzen abhängig. Aus der hieraus entspringenden Abhängigkeit entrissen, vermögen desshalb potentielle Fähigkeiten zur Geltung zu kommen, die andernfalls vielleicht kaum oder gar nicht ausgenutzt worden wären. Denn als dienendes Glied des Ganzen kann und darf die einzelne Zelle nicht mit ungeschmälerter Autonomie schalten und walten.

Mit der fortschreitenden Ausbildung, mit der einseitigen Anpassung an bestimmte Ziele und Zwecke werden auf der einen Seite wohl bestimmte Fähigkeiten und Eigenschaften neu oder in erhöhtem Grade gewonnen, während andererseits solche abgeschwächt werden oder verloren gehen, die in der Jugendzeit zur Verfügung standen. Desshalb ist nicht jede Zelle oder jedes Organ, auch wenn die Wachsthumsfähigkeit nicht verloren ging, befähigt, eine ganze Pflanze zu formiren, wie das z. B. ein Pollenkorn trotz seines energischen Wachsens nicht vermag.

Andererseits aber vermögen Wurzel- oder Blattstücke aus einigen oder sogar aus einer einzelnen Zelle Knospen und somit neue Pflanzen zu bilden. In diesen und ähnlichen Fällen blieb solche Fähigkeit, die normal zu ewigem Schlummer verbannt gewesen wäre, bewahrt, obgleich in den intakten Organen die Zellen ausgewachsen und bestimmten Aufgaben angepasst waren. Das gilt aber offenbar auch für die einzelne Zelle. Denn wenn dieselbe nach völliger Isolation bis dahin nicht zu solcher Neubildung gebracht wurde, so ist das schon aus ernährungsphysiologischen Verhältnissen wohl zu verstehen. Und Niemand wird bezweifeln, dass die befruchtete Eizelle die Fähigkeiten der Fortbildung zum Organismus in sich trägt, obgleich es bis dahin nicht gelang, ausserhalb des Embryosackes die zur Fortbildung nöthigen Bedingungen herzustellen. Aus solchen negativen Resultaten kann eben ein zwingender Schluss auf die real vorhandenen potentiellen Fähigkeiten nicht abgeleitet werden, da die gedeihliche Entfaltung dieser in jedem Falle von der Gewährung der specifisch verschiedenen Aussenbedingungen abhängig ist.

Uebrigens ist die unbefruchtete Eizelle ein schönes Beispiel dafür, dass trotz des exquisiten embryonalen Zustandes Wachsthums- und Fortbildungsthätigkeit mangeln kann. Solches kommt auch mit den Ruhezeiten in höheren Pflanzen, aber auch in einzelligen Fortpflanzungsorganen niederer Pflanzen zum Ausdruck. Zugleich wird durch das Erwachen der Thätigkeit mit der Zeit oder durch bestimmte Einwirkungen demonstrirt, dass selbstthätig oder durch Induction eine entsprechende Verschiebung in den maassgebenden Innenconstellationen erreichbar ist.

Die embryonalen Zellen sind so zu sagen plastisches Material, das durch die obwaltenden Verhältnisse in den zulässigen Grenzen zu differenter Entwickelung und Gestaltung gebracht werden kann. Dem entsprechend lehren schon die mitgetheilten Thatsachen, dass unter dem dirigirenden Einfluss der inneren Constellationen, unter der Wirkung des Bestehenden auf das Werdende aus ursprünglich gleichwerthigen Zellen verschiedene Gewebeelemente und Organe formirt werden.

So bringen es die räumliche Lage und die aus dieser entspringenden Inductionen mit sich, dass bestimmte Zellen des Urmeristems den Zuwachs für die

Gefässbündel liefern. Denn dass diese Zellen in sich allein eine solche Bestimmung nicht tragen, lehrt ihre Fähigkeit, sich an einer künstlich hergestellten Wundfläche zu Callus und anderen Gewebeelementen zu gestalten. Auch vermögen solche Binnenzellen direct oder durch ihre Nachkommen die Epidermis zu ersetzen, wenn ihnen durch eine entsprechende Operation eine peripherische Lage aufgedrängt wird.

Lehrreich für eine von dem Bestehenden ausgehende Induction ist der Thallus von Marchantia, dessen Urmeristem keine fixe Dorsiventralität in sich trägt. Denn an den Vegetationspunkten der Brutknospen kann jede der beiden Seiten durch Lichtwirkung zur Oberseite bestimmt werden. Wenn dann aber, nach geschehener Induction, eine Umwendung nicht mehr gelingt, so sagt das eben, dass der schon inducirte Theil dem neu hinzukommenden immer wieder die Dorsiventralität aufdrängt. In den Prothallien der Farne sind dagegen solche Einflüsse nicht kräftig genug, um eine Umkehrung durch Beleuchtung zu verhindern.

Ferner entscheiden die jeweiligen Constellationen, ob aus den noch zu allem befähigten Zellen des Urmeristems ein Blatt, ein Blüthen- oder Laubspross hervorgeht. Wenn aber der Complex des Bestehenden das Hinzuwachsende richtend (Autotropismus) und gestaltend (Automorphose) beeinflusst, so kann man allein auf Grund der gewordenen Verschiedenheit nicht behaupten, dass das Urmeristem von Spross- und Wurzelspitze autonom und inhärent different ist. Thatsächlich schlummert in den Wurzelzellen die Fähigkeit Sprosse zu erzeugen, eine Fähigkeit, deren Entfaltung in dem normalen Verbande zumeist gehemmt ist. Uebrigens vermag in einzelnen Fällen eine Wurzelspitze sich direct in eine Sprossspitze zu verwandeln.

Mit der fortschreitenden Ausbildung erstarrt natürlich, so gut wie mit dem Trocknen und Brennen des plastischen Thones, mehr und mehr die Fähigkeit zu fernerer Umgestaltung. Doch wird auch bei voller Wachsthumsfähigkeit die bisherige Freiheit eingeengt, wenn eine Zelle oder ein Zellcomplex inhärent inducirt oder continuirlich durch Einwirkungen in einem Inductionszustand erhalten wird.

Das und alles Anschliessende ergiebt sich einfach als Consequenz der Forderung, dass alles Geschehen, also auch alles Gestalten, durch die inneren Dispositionen (kurz gesagt durch den Bau) und die Wechselwirkungen dieser mit der Aussenwelt fest bestimmt ist und gelenkt wird (§ 1). Nur bei voller und allseitiger Würdigung dieser Fundamente vermögen sich Causalbetrachtungen über Entwickelung und Gestaltung auf sicherem und gesundem Boden zu bewegen. Es mag dies um so mehr hervorgehoben werden, als in morphologischen, insbesondere in phylogenetischen Betrachtungen, nicht selten die Causalverkettung des actuellen Geschehens vernachlässigt und gegen die obigen Forderungen gefehlt wird.

Für eine bestimmte Constellation oder (Constellationskette) muss jeder Theil der Pflanze nothwendig eine ganz bestimmte Gestaltung erreichen und eine Modification dieser Gestaltung durch Veränderung der inneren und äusseren Verhältnisse kann nur so weit reichen, als es die specifisch und zeitlich verschiedenen Eigenschaften gestatten. Wenn also z. B. ein Zellcomplex eines Urmeristems bei Aufrechthaltung bestimmter inducirender Constellationen (also nicht durch

Selbstbestimmung) sich unfehlbar zu einem Laubblatt entwickelt, durch Verschiebung der Constellation aber ebenso gut einen Spross oder Callus zu liefern vermag, so kann dieser Complex wohl bedingungsweise und potentiell, aber nicht generell als eine Blattanlage bezeichnet werden. Gleicher Weise ist eine bemerkbare Anlage, die sich, je nach Umständen, ebenso gut zu einem Laubblatt, als zu einem Blumenblatte zu gestalten vermag, real weder Laub-, noch Blumenblatt. Zur Kennzeichnung eines solchen Spielraumes kann man dann wohl von indifferenten Anlagen sprechen, die es natürlich im strengen Sinne des Wortes nicht giebt.

Mag also in einem gegebenen Falle nach phylogenetischen Erwägungen ein Blumenblatt als ein metamorphosirtes Laubblatt anzusprechen sein, so kann desshalb doch die actuelle Entwickelung und Gestaltung geradlinig und ohne Umwege auf ein Blumenblatt hinsteuern, so dass niemals, auch nicht vorübergehend, die auf ein Laubblatt hinarbeitenden Inductionsbedingungen in Frage kamen. Es ist desshalb auch ebenso gut möglich, dass eine Anlage zuerst eine auf ein Blumenblatt gerichtete Induction erfährt und dann durch veränderte Verhältnisse zu einem Laubblatt, so weit es noch möglich ist, hingeleitet wird, als dass der umgekehrte Fall eintritt.

Die Correlationen und die anderen hier behandelten Erscheinungen sind übrigens nur Specialfälle der überaus mannigfachen Regulationsvorgänge, die das ganze Getriebe in der Pflanze (auch im einzelnen Protoplasten) durchziehen und lenken. Ohne ein zweckentsprechendes selbstregulatorisches Walten wäre, wie schon betont wurde, ein gesetzmässiger Entwickelungsgang ganz undenkbar, wäre es unmöglich das harmonische Zusammenwirken der Theile in dem Wechsel der Verhältnisse zu erzielen und zu erhalten.

Zur Erreichung von Selbstregulation müssen aber nothwendig (in Mechanismen wie in Organismen) durch die Art und die Ausgiebigkeit des Geschehens die Ursachen für die regulatorische Thätigkeit geschaffen werden, gleichviel ob es sich um Erhaltung der Gleichgewichtslage, um progressive, um periodisch wiederkehrende Veränderungen u. s. w. dreht. Mit anderen Worten ausgedrückt wird also durch die Inanspruchnahme und das Bedürfniss zugleich die Ursache für Befriedigung des Bedürfnisses geschaffen. Dem entsprechend wird durch Consum der Nachschub von Nahrung geregelt, werden an isolirten Sprossen zur Ergänzung Wurzeln gebildet und wird durch mechanische Inanspruchnahme die Tragfähigkeit eines Sprosses gesteigert. Diese und andere Erfahrungen lehren zugleich, dass normaler Weise die potentiellen Fähigkeiten nicht bis zum möglichen Maximum in Anspruch genommen waren, und so muss es sein, um eine Steigerung zu ermöglichen.

Die Causalverkettung der Regulationsvorgänge ist in den meisten Fällen noch nicht genügend aufgehellt. So viel ist aber gewiss, dass verschiedene Mittel und verwickelte Combinationen zur Erzielung der so überaus mannigfachen Regulationen dienen und wie schon erwähnt wurde, fällt dabei den Reizvorgängen eine besonders hervorragende Rolle zu.

Nachweislich wird vielfach durch Mangel oder Ueberschuss, oder allgemeiner gesagt durch Störung des Gleichgewichts eine Reizung erzielt, und Hand in Hand mit den Auslösungsvorgängen spielen in der regulatorischen Fortführung von Stoffwechselprocessen die Massenwirkungen eine ungemein hervorragende

Rolle. Vielfach werden auch regulatorische Effecte durch Enzyme oder bestimmte chemische Körper bewirkt. Und wie in den Befruchtungsvorgängen die in die Eizelle eingetretene männliche Substanz nicht nur anregend, sondern auch formativ wirkt, so dürfte oft, vielleicht sogar sehr häufig durch übertretende lebendige Plasmatheilchen eine bestimmte formative Thätigkeit inducirt werden.

Thatsächlich ist durch die Plasmaverbindungen eine Continuität der lebendigen Substanz hergestellt, die unzweifelhaft für das Zusammenwirken im Zellenstaate von der höchsten Bedeutung ist. Wie weit hierbei neben der Uebertragung materieller Theile noch andere Momente mitspielen, ist zur Zeit nicht bestimmt zu sagen. Wenn man aber bedenkt, dass die Schwingungen einer Seite sich weit fortpflanzen und Mittönen erzielen können, dass mit Hilfe des Telephones Mittheilungen und Befehle in weiter Ferne wiederhallen, so muss es wahrscheinlich dünken, dass in den den Nerven vergleichbaren Plasmaverbindungen schon durch Bewegungszustände besondere Reizwirkungen auf weite Ferne übertragen werden. Ja, es ist denkbar, dass durch Combination von Schwingungen, analog etwa wie durch Combination der Lautschwingungen im Telephon, eine schier unbegrenzte Mannigfaltigkeit von Auslösungen erreichbar ist, gleichviel ob dabei mechanische Schwingungen, elektrische Ströme oder andere Mittel nutzbar gemacht werden.

§ 5. Variation und Erblichkeit.

Unserem Plane gemäss halten wir uns an die Functionen und Reactionen der derzeit lebenden Organismen, deren Entstehung in verflossenen Zeiten allerdings auch ein physiologisches Problem ist, ein Problem aber, über das wir immer nur fragmentarische Acten sammeln können. Um so mehr müssen Anhaltspunkte und Fundamente für das Verständniss der Vergangenheit, für die Bildungsgeschichte der Arten im Sinne der Descendenzlehre, in denjenigen Vorgängen gesucht werden, die sich unter unseren Augen abspielen. Thatsächlich sind aber auch die Organismen der Gegenwart keine völlig unveränderlichen Wesen. Denn ganz abgesehen von den mit dem Entwickelungsgang verknüpften Verschiebungen, treten gelegentlich Variationen auf, die sich in den Nachkommen wiederholen, die es also bewirken, dass diese unter gleichen Aussenbedingungen von den einstigen Vorfahren abweichen. Eine derartige Veränderung kennzeichnet in jedem Falle eine Gewinnung von erblichen Eigenschaften, gleichviel ob es sich um eine Variation in der Gestaltung oder in den Producten des Stoffwechsels handelt[1]).

Müssen wir es uns auch versagen, auf solche erbliche Variationen einzugehen, so dürften doch einige Andeutungen in Bezug auf die uns beschäftigenden allgemeinen physiologischen Probleme geboten sein. Im Anschluss an diese muss nothwendig eine Verschiebung in der Structur (d. h. in der Gesammtconstellation) des Protoplasten eingetreten sein, wenn dieser aus sich, d. h. ohne Induction von aussen, die Wiederholung und Erhaltung der Variation in den Nachkommen besorgt. Das gilt in gleicher Weise für die niedersten und für die

1) Die reiche Literatur über diese Fragen kann hier nicht citirt werden.

höchsten Pflanzen und ebensowohl für sexuelle, wie für asexuelle Fortpflanzung. Es handelt sich ja nur um eine Forderung der Causalität, die zu Rechte besteht, wenn auch nur aus dem Erfolge auf eine Differenz in den maassgebenden Constellationen des Protoplasten geschlossen werden, und wenn das Zustandekommen der Variation nicht näher präcisirt werden kann.

Für die Entstehung von Bastarden liegt übrigens die Ursache in der Vereinigung differenter lebender Substanz klar vor Augen. Und sollte es einmal gelingen, den Zellkern eines Protoplasten durch den einer anderen Art zu ersetzen, so müsste aus solcher Vereinigung, gedeihliches Zusammenleben vorausgesetzt, ein Organismus mit specifischen Eigenheiten resultiren. Die Erhaltung solcher Eigenschaften ist natürlich gesichert, so lange das Zusammenleben und Zusammenwirken sich in gleicher Weise erhält. Das müsste ebenso der Fall sein, wenn z. B. ein Bacterium in inniger symbiotischer Vereinigung, also analog wie die Chromatophoren, dauernd, also auch durch Vermittlung der Eizelle, auf die Nachkommen überginge. Es ist in der That nicht unmöglich, dass die Existenz einzelner Arten von solcher oder ähnlicher Vereinigung abhängt, und es wäre dann nicht ausgeschlossen, dass der winzige Symbiont sich der optischen Wahrnehmung entzieht, dass ihm ferner die Fähigkeit abhanden kam, ausserhalb des Protoplasmas zu leben. Ist es doch noch nicht lange her, dass man in den Flechten selbständige Arten sah, obgleich sie Producte einer Synthese sind, die durch relativ leicht verfolgbare Aneinanderlagerung ziemlich ansehnlicher Symbionten erzielt wird.

Doch kommen bekanntlich auch ohne Mithilfe fremder lebendiger Substanz erbliche Variationen zu Stande. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht manche Bacterien, denen man jederzeit durch gewisse Behandlungen die Fähigkeit rauben kann, bestimmte Stoffwechselproducte oder auch Sporen zu bilden. Diese Eigenschaften sind dann unter Umständen so vollständig fixirt, dass unter den normalen Culturbedingungen vielleicht nie ein Rückschlag eintritt. Die gewonnene Abart wird sich demgemäss auch unter den in der Natur gebotenen Culturbedingungen constant erhalten können, womit indess nicht ausgeschlossen ist, dass durch anderweitige Eingriffe eine Rückkehr zu den vorherigen Eigenschaften veranlasst wird. Uebrigens sind bekanntlich gelegentliche Rückschläge auch höheren Pflanzen nicht fremd.

Es ist aber auch möglich, gewissen Bacterien eine Variation der oben bezeichneten Art derart beizubringen, dass sie unter den normalen Culturbedingungen allmählich, vielleicht aber erst nach tausenden von Generationen ausklingt. Wenn aber für Erreichung solcher Generationszahlen bei höheren Pflanzen tausende von Jahren nöthig sind, dann kann ein Rückgang in dem Zeitraum eines Menschenalters überhaupt nicht beobachtet werden. Schon desshalb sind gerade die schnell lebenden und schnell sich vermehrenden niederen Organismen für die principielle Entscheidung dieser und gar mancher Fragen von ganz unschätzbarem Werthe.

Da aber allgemein die äusseren Ursachen nicht selbst formend, sondern nur veranlassend wirken, so sind sie in gleichem Sinne nur Veranlassung für solche Veränderungen, die zur Erwerbung erblicher Eigenschaften führen. Dass die Erreichung derartiger Variation im Allgemeinen durch aussergewöhnliche Lebensbedingungen und Inanspruchnahmen begünstigt wird, ist recht wohl zu

verstehen. Denn es mögen damit ungewöhnliche Bewegungszustände und Erschütterungen, gleichsam Verschiebungen bis an oder über die physiologische Elasticitätsgrenze verursacht werden, die schliesslich auch einmal eine irreparable Verschiebung der Constellation und damit eine erbliche Variation erreichen. Alle Veränderungen aber, die mit den äusseren Verhältnissen kommen und gehen, können natürlich nicht den Charakter erblicher Qualitäten haben.

Zur Veranschaulichung des Gesagten mag man immerhin an eine Feder denken, die auch nur dann eine dauernde Veränderung erfährt, wenn sie über die elastischen Fähigkeiten hinaus in Anspruch genommen wird, oder an eine Spieldose, deren Harmonie dauernd modificirt ist, wenn ein oder einige Zähne der Walze verbogen oder zerbrochen wurden. Ein solcher Erfolg kann sich begreiflicher Weise plötzlich und unvermittelt einstellen und bei gleicher Aussenwirkung verschieden ausfallen. Doch ist auch leicht zu verstehen, dass durch die fortgesetzte Inanspruchnahme, z. B. durch Abnutzung, mit der Zeit Veränderungen oder die Bedingungen für Veränderungen in der inneren Constellation geschaffen werden, die allmählich oder plötzlich in den nach aussen erklingenden Tönen bemerklich werden.

Auch in Organismen treten Variationen sehr gewöhnlich sprungweise auf und pflegen, bei Gleichheit der Aussenbedingungen, nicht alle Individuen und diese nicht in gleicher Weise zu treffen. Doch bieten z. B. die Bacterien auch ausgezeichnete Beispiele für eine allmähliche und in allen Individuen gleichsinnige Variation. Denn bei gewissen Einwirkungen wird die Production von Giften oder Farbstoffen u. s. w. in den successiven Generationen mehr und mehr abgeschwächt und je nach der Behandlung lässt sich die neue Eigenschaft so induciren, dass sie nach Wiederkehr der normalen Culturbedingungen dauernd bleibt oder allmählich ausklingt.

Die äusseren Eingriffe wirken aber nur durch die Herbeiführung innerer Constellationen und in consequenter Verfolgung der früheren Auseinandersetzung ist es ganz selbstverständlich, dass auch innere Ursachen eine bleibende Variation herbeiführen können. Das herbeigezogene Beispiel der Spieldose mag versinnlichen, dass ein solcher Erfolg schon durch die normale Thätigkeit, leichter aber durch eine ungewöhnliche Steigerung und Inanspruchnahme der Functionen erzielt werden kann.

Jedwelche Eigenschaft, die in den Nachkommen sich erhält, ist auch ein Zeugniss für Erblichkeit und es würde eine durch nichts zu entschuldigende Willkür sein, wenn man in den allgemeinen Betrachtungen sein Augenmerk nicht in gleicher Weise auf stoffliche, wie auf gestaltliche Qualitäten richten wollte. Wie überhaupt für alles Geschehen muss auch die Ursache für die Conservirung und Wiederholung einer Variation in der Structur (so mag wieder kurz gesagt sein) des Protoplasmakörpers liegen, wenn dieser mit der Fortentwickelung von sich aus, d. h. ohne eine Induction seitens anderer lebendiger Elemente, die Eigenschaften der Vorfahren recapitulirt. Diese generelle Forderung hat in gleicher Weise Giltigkeit für ein Bacterium, wie für eine Eizelle, für asexuelle, wie für sexuelle Vermehrung, welche letztere bekanntlich bei einer grossen Zahl von Organismen gar nicht ausgebildet ist.

Wirken aber Inductionen entscheidend mit, so muss bei gleichsinniger Wiederholung dieser immer wieder derselbe Entwickelungsgang, dieselbe Gestal-

tung herauskommen, so wie sich aus gleichen Ursachen eine Flechte specifisch gestaltet. Wenn also bei Vermehrung einer Culturrasse durch Ableger die individuellen Eigenheiten conservirt werden, so bleibt doch unentschieden, ob dasselbe für eine Zelle des Urmeristems zutreffen würde, wenn diese isolirt und somit unbeeinflusst von der normalen Verkettung zur Fortbildung gebracht werden könnte. Ob dann, wenn solches gelänge, die individuellen Eigenschaften in einem ähnlichen Sinne abgestreift werden, wie bei der Vermehrung durch die Eizelle ist nur empirisch entscheidbar. Denn thatsächlich kommen schon für die einzelne Zelle verschiedene Momente in Betracht und es ist u. a. zu beachten, dass bei Formirung der Eizelle augenscheinlich alles thunlichst beseitigt wird, was für Erhaltung und Fortpflanzung nicht absolut nothwendig ist. Da aber wiederum in jeder einzelnen Zelle die Wechselwirkung des Vorhandenen für das reale Geschehen bedeutungsvoll ist, so kann sehr wohl eine besondere Beigabe (im Protoplasma oder im Zellsaft) dirigirend auf den Entwickelungsgang wirken und somit die Erhaltung einer individuellen Variation bedingen.

Die nähere Behandlung dieser und anschliessender Fragen wird hier nicht beabsichtigt und ich muss mich desshalb auf die Andeutung von Verhältnissen beschränken, die in jedem Falle für das actuelle Geschehen ins Gewicht fallen, die aber bei der causalen Interpretation der realen Erscheinungen öfters nicht gebührend gewürdigt werden. Auch kann hier nicht discutirt werden, ob durch Reduction des Protoplasten auf das Nothwendige oder ob durch Befreiung von den inducirenden und richtenden Einflüssen der lebendigen Umgebung die Neigung zur Variation gefördert oder gehemmt wird. Uebrigens vollzieht sich die Entwickelung der befruchteten Eizelle im Embryosack unter specifischen Bedingungen und vielleicht hat der Einfluss dieser veranlasst, dass die vegetativen Sprossungen aus der Wandung des Embryosackes von Funkia, Caelebogyne u. s. w. eine ähnliche Gestaltung erlangten wie die sexuell erzeugten Embryonen.

Im Anschluss an die Aufgabe dieses Buches sollte hier nur kurz auf einige allgemeine Normen hingewiesen werden, die überhaupt alles reale Geschehen beherrschen. Mit vollster Absicht ist dabei von phylogenetischen Betrachtungen und ebenso von Theorien abgesehen worden, die auf der Annahme eines bestimmten Baues und einer bestimmten functionellen Arbeitstheilung im Protoplasten basiren. Denn wenn auch unser Streben dahin zielen muss, alles aus dem Getriebe im Protoplasma zu verstehen, so reicht doch unsere Einsicht nicht entfernt aus, um die realen Vorgänge als nothwendige Folgen der gebotenen Dispositionen zu construiren. Bei solcher Sachlage ist es bei aller Freiheit des Gedankenfluges und der theoretischen Erwägungen für jede exacte Forschung geboten, stets Form und Umfang des gesicherten Rahmens im Auge zu behalten, in dem unter allen Umständen das verschleierte Bild seinen Platz finden muss.

In Verband mit einem Ausblick auf Bau und Getriebe in dem Protoplasten wird auch die Erblichkeitsfrage nochmals gestreift werden. So viel ist aber selbstverständlich, dass jeder Protoplast oder jeder Theil eines Protoplasten, der sich zu einer vollständigen Pflanze zu entwickeln vermag, alles das in sich trägt was für Erhaltung und Wandlung der Art nothwendig ist. Doch ist, wie früher betont wurde, mit dem Vorhandensein noch nicht gesagt, dass die potentiellen Fähigkeiten in den gerade gegebenen Bedingungen zur wirklichen Entfaltung kommen.

Auf dem Boden unserer heutigen physiologischen Erfahrungen wird es, insbesondere unter Zuhilfenahme niedererer, schnell lebender Organismen, unzweifelhaft gelingen, unsere Kenntnisse über das Zustandekommen und die Causalität der Variation zu vertiefen. Mit dem so vermehrten Rüstzeug darf man hoffen, einige Lichtblicke für das Verständniss derjenigen Variationen zu gewinnen, die im Sinne der Descendenzlehre zu dem gewaltigen Heere von Arten führte, die einst lebten und die jetzt noch leben. Was heute den Erdball bevölkert, das ist ja nur der Ueberrest einer langen und wechselvollen Geschichte, in welcher u. a. nach Schaffung neuer Formen der Concurrenz und der Selection eine hervorragende Bedeutung für Erhaltung und Untergang zukam und zukommt. Welche Rolle aber auch im einzelnen diese und andere Factoren spielen, jedenfalls vermochte und vermag sich, wie auch schon betont wurde, nur Zweckentsprechendes auf die Dauer zu behaupten.

So lange aber das Lebendige auf vorausgegangene Lebewesen zurückführt, ist das Räthsel nicht gelöst, wie das erste Leben auf unserer Erde entstand. Ja, wir vermögen nicht zu sagen, ob der zur Quelle des Lebens führende Pfad sich in der unnahbaren Unendlichkeit verliert oder ob sich das erste Lebendige auf unserem Planeten aus todten Massen formte. Wenn wir geneigt sind, letzteres zu glauben, so bleibt doch unentschieden, ob die natürlichen Verhältnisse auf unserer Erde auch heute vielleicht doch einmal eine Neuentstehung von Lebendigem zulassen, oder ob die Bedingungen hierfür nur dereinst durch eine besondere Reihenfolge von Combinationen geboten waren, unter denen möglicher Weise schon Vorstufen mit dem Ausklingen des glühenden Zustandes unserer Erde geschaffen wurden.

Mit Wachsen und Neubilden wird aber dauernd innerhalb des lebendigen Gefüges todte Nahrungsmasse in die Structur der lebendigen Substanz übergeführt. Nur die Structur und Constellation erhält sich im ewigen Wechsel und so kann es kommen, dass ein Nachkomme kein einziges derselben Atome aufzuweisen hat, die dereinst am Aufbau eines Ahnen betheiligt waren.

Wie Neubildung, schreitet auch Absterben und Zerstören unablässig fort und als Resultante aus beiden wird sich im stetigen Kreislauf im Allgemeinen, bei Gleichbleiben der Aussenbedingungen, annährend dieselbe Menge lebendiger Substanz auf unserer Erde erhalten. Dieser Gleichgewichtszustand muss indess nothwendig mit Veränderung der äusseren Verhältnisse verschoben werden[1]. Wie aber während des feurig flüssigen Zustandes lebende Wesen auf unserem Planeten nicht bestehen konnten, lehren andererseits arktische Regionen, dass die Gesammtmasse lebender Substanz abnehmen würde, wenn einmal auf der ganzen Erde ähnliche klimatische Bedingungen zur Herrschaft gelangen sollten.

1) Preyer, Naturw. Wochenschrift 1891, Bd. 6, p. 92. Eine gute Kritik bei Errera, Revue philosophique 1891, p. 322.

Kapitel II.

Morphologisch-physiologische Vorbemerkungen.

§ 6. Bau und Function der Organe.

Abgesehen von gewissen niederen Organismen kommt den Pflanzen bekanntlich eine mehr oder minder auffällige morphologische Gliederung zu und es ist einleuchtend, dass mit einer Arbeitstheilung, mit der Anpassung einzelner Theile des Körpers an bestimmte Functionen eine formale Differenz Hand in Hand geht. Denn um seinen Aufgaben gerecht zu werden, muss ein Wurzelsystem von anderer Beschaffenheit sein als ein Spross, ein Laubspross von anderer Gestalt als ein Blüthenspross. Es ist indess nicht die Aufgabe einer allgemeinen Physiologie, den Zusammenhang zwischen Form und Function im Einzelnen auszumalen, übrigens müssen wir, der Aufgabe dieses Buches entsprechend, die Bekanntschaft mit Morphologie und Anatomie voraussetzen[1]).

Ganz allgemein ist mit der festsitzenden Lebensweise eine gewisse morphologische Differenzirung verknüpft, die in der Unterscheidung von Wurzel- und Sprosssystem zum Ausdruck gekommen ist. In der That haben die Organe, die im Boden oder in einem anderen Substrate die Verankerung, die Aufnahme von anorganischen oder auch organischen Nährstoffen besorgen, durchgehends eine andere Gestaltung, als diejenigen Organe, die sich in die Luft erheben und mit anderen Functionen betraut sind.

Eine solche Differenzirung ist schon bei Botrydium und Mucor realisirt, also bei einzelligen Pflanzen, deren einfacher Bau natürlich nicht eine so ansehnliche Entwickelung und eine so weit gehende Gliederung bietet, wie sie für höhere Pflanzen typisch ist. Bei diesen ist bekanntlich mit der Gliederung des Sprosses in Stengel und Blatt ein Auszweigungssystem geschaffen, das mit der gewaltigen Oberflächenentwickelung der Blätter geradezu darauf berechnet ist, dem Chlorophyllapparat günstige Functionsbedingungen, nämlich gute Beleuchtung und zureichende Zufuhr von Kohlensäure, zu verschaffen. Da aber mit solchen Verhältnissen zugleich die Transpiration begünstigt wird, so ist es wohl verständlich, dass, um ein Austrocknen zu vermeiden, die Bedingungen für die Assimilation der Kohlensäure in etwas beeinträchtigt werden müssen. Bekanntlich wird solches namentlich durch Reduction der Oberfläche, sei es mit oder ohne Schwinden der Blätter und durch Entwickelung der Cuticula erreicht, während die peripherische Tendenz des Chlorophyllapparates diesem eine thunlichst günstige Situation schafft. Derartige Compromisse sind überall nothwendig, um ein solches Zusammenwirken der Organe zu ermöglichen, dass die unerlässlichen Existenzbedingungen geschaffen und erhalten werden.

1) Neben den üblichen Lehrbüchern sei z. B. hingewiesen auf Göbel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte d. Pflanzenorgane 1883; Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1887, II. Aufl., pag. 3.

Die bekannte Reduction der Laubblätter bei nicht grünen Pflanzen ist ein augenfälliger Beweis dafür, dass die Flächenentwickelung der Laubblätter hauptsächlich dem Chlorophyllapparate gilt. Damit ist natürlich wohl verträglich die oft auffällige Entwickelung der Blumenblätter, denn diese gehören Sprossen an, die anderen Zwecken und Zielen dienstbar gemacht sind. In solchem Sinne erreichen überhaupt Organe gleichen Ursprungs sehr verschiedene Gestaltung. Das ist auch bei Rhizomen (incl. Knollen und Zwiebeln) der Fall, die ihr subterranes Leben besser geeignet macht, Kälte- und Trockenperioden zu überdauern. Speciell die Blattorgane sind in jeder Pflanze verschiedenen Zwecken dienstbar gemacht und Laubblätter, Hochblätter, Niederblätter, Ranken, Dornen u. s. w. liefern Belege für die ausgedehnte formale und functionelle Mannigfaltigkeit.

Indem wir die Typen unter den höchst gegliederten Pflanzen suchen und wählen, reden wir im Vergleich zu diesen von rudimentären, d. h. nicht zu solcher Höhe entwickelten, und von reducirten, d. h. rückgebildeten Formen und Organen. Damit ist aber im Sinne der Descendenzlehre völlig vereinbar, dass eine von Anfang an divergente Entwickelungsreihe z. B. einen Hutpilz lieferte, dass also auf dieser Bahn nie dieselben Bestrebungen bestanden, die in den Blüthenpflanzen ihr Endziel fanden. Bei alledem konnte und musste das Streben nach Fixiren und nach Nahrungserwerb zur Ausbildung von Haft- und Saugorganen führen, die unter anderen auch denjenigen Pilzen nicht fehlen, die ihre ganze Entwickelung im Boden und ohne Genuss von Licht durchlaufen.

Eine generelle Bedingung ist freilich eine äusserlich sichtbare Gliederung nicht, die unter anderm solchen Algen und Pilzen abgeht, die es in ihrem ganzen Leben nicht über die Kugelgestalt bringen. Doch ist es bei solchen nicht angehefteten Organismen zur Ausgestaltung von Cilien, also zur Gewinnung von Organen für actives Schwimmen gekommen. Eine distincte Gliederung ist eben ohne Befestigung an ein Substrat möglich und ohne solche Fixirung kann es zur Trennung von Vegetations- und Reproductionsorganen kommen. Da aber diese vielfach für die Verbreitung und überhaupt für die Vollbringung ihrer Functionen der Vermittelung der Luft bedürfen, so finden sich aus dem Substrate hervortretende Organe auch bei Pilzen und überhaupt bei Pflanzen, die das Licht entbehren können.

Die vergleichende Morphologie lehrt bekanntlich alle möglichen Abstufungen und Bindeglieder der formalen und functionellen Differenzirung kennen und in der Entwickelung aus der Eizelle, aus Sporen u. s. w. vollzieht sich eine allmähliche Ausgestaltung, die nicht bei allen Pflanzen zu gleichen und gleich hohen Zielen führt. Wenn man aber zur Kennzeichnung einer unvollkommeneren Ausgestaltung von einem Thallom redet, so ist damit um so weniger eine scharfe Grenze gezogen, als der Embryo der Phanerogamen einen thallösen Zustand durchläuft[1]). Ein Thallom kann demgemäss sehr wohl in Spross und Wurzelsystem gegliedert sein und um die relative Einfachheit des letzteren zu markiren, mag es erlaubt sein, bei Moosen, Pilzen u. s. w. von Rhizoiden zu reden.

Thatsächlich erreichen auch schon einzellige Pflanzen eine ausgezeichnete Gliederung, die in einigen Arten von Caulerpa an die Gestaltung der vege-

1) Göbel, Vgl. Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenorgane 1883, p. 127, 131.

tativen Organe der Phanerogamen erinnert. Doch ist für grössere Pflanzenkörper die Kammerung, die Zusammenfügung aus einzelnen Bausteinen sehr wichtig, ja für die Herstellung genügender Festigkeit und Widerstandsfähigkeit geradezu nothwendig und zudem würde bei Einzelligkeit eine ernstliche locale Verletzung die Existenz des Ganzen zu sehr in Frage stellen. In diesen und anderen Erwägungen ist Einzelligkeit geradezu ausgeschlossen für grosse Pflanzen, die in ihren Riesen bis 140 m erreichen, dagegen sehr wohl zulässig für kleinere Organismen, deren Durchmesser bis $^1/_{1000}$ mm herabgeht.

Zur Festigung dient allgemein die selbstgebaute Zellhaut und durch diese wird auch im Baume das Gerüst hergestellt, in welchem der weiche Protoplast, genügend geschützt gegen Druck und Zug (etwa wie die Eidechse in der Mauerspalte), zu hausen vermag. Freilich ist mit der starren Hülle, welche die Form umgrenzt und auch nach dem Tode erhält, dem Bewohner der Raum für seine Bewegung vorgeschrieben und mit der Anpressung an die Wandung amöboide Gestaltänderung unmöglich gemacht. Nur so lange und so weit der Protoplast ein Wachsen der Zellhaut bewerkstelligt, vermag er seinen Wohnraum zu erweitern und dessen äussere Gestalt dauernd zu verändern.

Mit der Befestigung in dem Substrate sind unvermeidlich in Bezug auf Gestaltung, Bewegungsvorgänge, Nahrungsgewinn u. s. w. Eigenheiten verknüpft, die den an die Scholle gebannten Wesen einen anderen Charakter als den frei herumschwärmenden Organismen aufdrängen. Um so mehr ist es geboten, zur richtigen Würdigung der Erscheinungen und der Beziehungen zwischen Pflanzen und Thieren den locomotorischen Pflanzen volle Beachtung zu schenken.

Mit dem Aufbau der Pflanze aus Gewebemassen stellen sich im Allgemeinen mehr oder weniger weitgehende Differenzirungen und Arbeitstheilungen ein, die schon durch Form und Eigenschaften der aufbauenden Elementarorgane bemerklich werden. Die Oberhaut muss unter anderem, um den aus ihrer peripherischen Lage entspringenden Aufgaben gerecht zu werden, Eigenschaften besitzen, die wiederum nach den Organen verschieden ausfallen. Ferner sind z. B. die Gefässbündel mit verschiedenen Aufgaben betraut. Auch sind vielfach todte Elemente für die Festigung des Ganzen, oder wie der Kork, für andere Zwecke von Bedeutung. Das letztere gilt auch für die Intercellularräume.

Hand in Hand mit der anatomischen und morphologischen Differenzirung gehen im Allgemeinen Organe und Bauelemente mit dem Auswachsen in einen Dauerzustand über. Dann muss aber, um ferneres Wachsen und Reproduciren zu sichern, embryonales Gewebe an geeigneter Stelle conservirt werden. Vermöge solcher Conservirung wächst der Spross dauernd in die Länge, setzt der Baum alljährlich neue Holzschichten an, während mit dem Verlust des Urmeristems das Wachsthum des Blattes allmählich ausklingt.

Jede ausgewachsene und nach Thätigkeit strebende Zelle hat, so weit wir wissen, eine begrenzte Lebensdauer. Auch im Baume sterben alljährlich ältere Zellen ab und nur eine gewisse Zahl der letzten Jahresringe beherbergt im tausendjährigen Baume lebendige Elemente. Es scheint also der Protoplast sich nur im Wachsen und Neubilden auf die Dauer lebendig erhalten zu können, ohne solche Regeneration aber, gleichsam wie eine Maschine durch den Betrieb, sich abzunutzen und zu Grunde zu gehen.

Auch ein Bacterium hat nur insofern unbegrenztes Leben, als jedes Indi-

viduum wächst und sich theilt, denn ein Individuum, dem solche Thätigkeit mechanisch unmöglich gemacht ist, dürfte voraussichtlich trotz bester Lebensbedingungen nach gewisser Zeit zu Grunde gehen. Das gilt ebenso für das Urmeristem von Spross und Wurzel, welches im Gipsverband zwar ziemlich lange, aber doch nur gewisse Zeit lebt[1]).

Dort aber, wo es sich um die Schaffung von Dauerzuständen handelt, muss natürlich jedes Organ (und jede Zelle) eine Reihe von Entwicklungsstufen durchlaufen, die es allmählich der endlichen Gestaltung zuführen. In physiologischer Hinsicht wurden übrigens die hiermit verketteten Fragen schon früher (§ 4) gestreift[2]).

Physiologische und morphologische Betrachtung. Obgleich unser Streben speciell auf die Aufhellung der Functionen gerichtet ist, scheint es uns doch praktisch zur Kennzeichnung des Schauplatzes der physiologischen Vorgänge der morphologisch-anatomischen Eintheilung und Nomenclatur zu folgen, wie sie u. a. in den Lehrbüchern von Sachs, de Bary, Strasburger angewandt ist. Denn die zu solcher Eintheilung benutzten Merkmale treten dem Beschauenden unmittelbar entgegen, während der Augenschein die physiologische Function sehr gewöhnlich nicht direct verräth. Zudem haben die Organe zumeist Verschiedenes zu vollbringen und je nach den Verhältnissen kann es dahin kommen, dass zeitweise die eine oder die andere Function vorwiegend oder allein in Anspruch genommen ist. In einem auf die Functionen basirten Systeme muss also dasselbe Organ (oder dieselbe Zelle) bald dieser, bald jener Kategorie zugetheilt werden.

Natürlich wird man im physiologischen Sinne stets von Systemen reden, welche der Assimilation, der Stoffwanderung, der Festigung u. s. w. dienen, denn die morphologisch-topographische Eintheilung hat zunächst den Zweck, Form, Lage u. s. w. der functionirenden Theile zu präcisiren. Bei solcher Sachlage ist es selbstverständlich, dass morphologisch gleichwerthige Organe differenten Zwecken dienen und umgekehrt.

Uebrigens verfährt man auch anderweitig in der Praxis in analoger Weise. So wird man Strassen zunächst nach Bauart, Lage u. s. w. rubriciren, obgleich es von höchstem Interesse ist, die nach Umständen veränderliche Benutzung dieser Verkehrswege im Dienste des Menschen zu verfolgen. Derselbe Bau lässt aber nicht nur hier, sondern auch im Organismus verschiedene Functionen zu und damit ist klar, dass aus einer ähnlichen Gestaltung durchaus nicht allgemein auf functionelle Uebereinstimmung geschlossen werden kann.

§ 7. Bau des Protoplasten.

Es wurde schon in § 1 hervorgehoben, dass die Physiologie bestrebt sein muss, die vitalen Vorgänge aus dem Walten und Schaffen in dem Elementarorganismus des Protoplasten zu verstehen und zu erklären. Zur Zeit freilich stehen wir erst am Anfang dieses Curses und müssen zufrieden sein, wenn hier und da wenigstens ein gewisser Einblick gewonnen wird. Und wenn in jüngeren Zeiten

---

1) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 355.
2) Vgl. u. a. Sachs. Flora 1893, p. 223.

unsere Kenntnisse über Bau und Gestaltungen im Protoplasten sehr wesentlich erweitert wurden, so ist doch nicht zu vergessen, dass unser Auge nicht Ursachen und Kräfte, sondern nur die Erfolge sieht, dass man dem werdenden und gewordenen Bilde der ganzen Pflanze und des Protoplasten nicht unmittelbar ansehen kann, was zu seiner Realisirung sich hinter den Coulissen abspielte.

So weit ein gewisses physiologisches Causalverständniss erreicht ist, werden die wahrnehmbaren Vorgänge im Protoplasten in den bezüglichen Abschnitten dieses Buches behandelt, resp. die Functionen bis auf die bedingenden Operationen im Protoplasten zurückverfolgt werden. Dagegen müssen, unserem Plane gemäss, die morphologischen Kenntnisse über Bau und Gestaltungen im Protoplasten als bekannt vorausgesetzt werden[1]. Die folgenden Beleuchtungen haben auch nur den Zweck, den physiologischen Standpunkt in etwas zu kennzeichnen und auf einige generelle Bedingungen und Beziehungen im Protoplasten hinzuweisen. Dagegen kann weder hier, noch in den einzelnen Kapiteln auf die grosse Zahl von Speculationen eingegangen werden, die, zumeist im Verband mit morphologischen Studien des Protoplasten, ausgesprochen, aber nicht in zureichender Weise physiologisch begründet wurden.

Vor allem ist stets im Auge zu behalten, dass auch der einfachste Protoplast ein complicirt aufgebauter Organismus ist und dass demgemäss, wie in jedem Organismus, die Thätigkeit an das Zusammengreifen und Zusammenwirken der aufbauenden Theile und Organe gekettet ist. Ein specifischer Erfolg kennzeichnet somit, wie schon betont wurde, einen specifischen Unterschied der Constellation (kurz gesagt des Baues) im Protoplasten, und jeder Pflanzenart entspricht nothwendig eine besondere Species des Genus Protoplast. Dabei können aber, wie gleichfalls schon früher ausgesprochen ist, die Protoplasten gleicher Abstammung mit der Arbeitstheilung, mit der Anpassung an besondere Ziele und Zwecke, besondere Eigenschaften vorübergehend oder dauernd annehmen. Doch pflegt im Pflanzenreich der Protoplast, so lange er lebendig bleibt, den allgemeinen morphologischen Charakter einer typischen Zelle zu bewahren.

Zur Erreichung seiner Ziele und Zwecke construirt sich der Organismus an sich nicht lebendige und lebensfähige Theile. Zu solchen Organen zählt das Zellhautgehäuse, durch welches sich der Protoplast eine schützende Hülle und überhaupt eine geeignete Stätte für sein Wohnen und Wirken schafft (§ 1). In dieser selbstgebauten Hülle lebt der Protoplast etwa wie die Schnecke in ihrem Hause, und wie diese kann auch z. B. ein Protoplast von Vaucheria als Schwärmzelle den Wohnraum verlassen, um sich nach einiger Zeit ein neues Gehäuse zu bauen.

Innerhalb des lebendigen Gesammtorganismus, der Protoplast genannt sein mag, ist nun, so gut wie in einer Schnecke der Innenbau und die functionelle Bedeutung der Organe zu studiren. So gut wie in der Schnecke spielen auch im Innern des Protoplasten Räume eine Rolle, die von lebendiger Substanz abgegrenzt und umschlossen sind, deren Inhalt aber für sich nicht lebendig ist. Dahin zählen die Vacuolen, die in verschiedenem Sinne im Dienste des Protoplasten functioniren. So dienen sie vielfach zur Magazinirung von Reserve-

1) Vgl. u. a. O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1893; Die Sammelreferate von Zimmermann, Beihefte zum Botan. Centralblatt 1893, Bd. 3, p. 206, 321, 401; 1894, IV, p. 81 und die zahlreichen neueren Specialarbeiten von Strasburger, Rosen, Boveri, Hertwig, Waldeyer u. s. w.

material und durch die von den gelösten Stoffen ausgehende osmotische Leistung wird die Turgorkraft erzielt und während des Wachsthums erhalten. Dabei nimmt häufig die absolute Menge des Protoplasmas in der ansehnlich an Volumen gewinnenden Zelle nicht oder doch nicht erheblich zu, während durch die Vergrösserung der Vacuole, und offenbar in öconomischer Weise, der auf einen dünnen Wandbelag reducirte Primordialschlauch stetig gegen die Zellwand getrieben wird. Mit dieser Separirung sind zugleich gesonderte Laboratorien gewonnen, die in Austausch und in Wechselwirkung mit dem übrigem Protoplasten offenbar in recht verschiedener Weise functioniren, und in demselben Protoplasten dürften verschiedene Vacuolen noch viel häufiger, als es der öfters differente Inhalt vermuthen lässt, eine ungleiche Bedeutung haben. Vielfach mag auch den Vacuolen, etwa wie dem Magen der Thiere, eine verdauende und vorbereitende Rolle zufallen.

Aber auch die lebendige Leibessubstanz im engeren Sinne — wir wollen sie Protoplasma nennen — ist wiederum, analog wie der ganze Protoplast, aus Organen und Organelementen zusammengefügt. Thatsächlich ist der Zellkern ein Organ von genereller Bedeutung und eine Gliederung in Nucleoplasma (Karyoplasma) und Cytoplasma kommt vielleicht dem Protoplasma aller Organismen zu [1]). Dagegen sind die Chlorophyllkörper, überhaupt die Chromatophoren, Organe, die mit speciellen Functionen betraut sind, die z. B. den Pilzen fehlen. Es mag erlaubt sein, diese und andere nachweisbare distincte Organe im Cytoplasma als Plastiden zusammenzufassen [2]).

Die lebendigen Organe sind wiederum, wie jede lebendige Substanz, von complicirtem Aufbau. Sehr schön ist das an dem ruhenden und noch auffälliger in dem sich theilenden Kerne zu sehen, dessen Chromatinfäden ebenfalls wieder eine Structur erkennen lassen.

Ausser den schon genannten Plastiden erkennt man in dem Cytoplasma häufig und oft in grosser Zahl winzige Körper (sie sollen ohne jede morphologische oder physiologische Voraussetzung Kleinkörper, Mikrosomen [3]) genannt werden), die theilweise wohl leblose Substanz, theilweise aber lebendige Plastiden sind.

Die Organe und Structurelemente des Protoplasten erreichen aber sicher nur zum Theil die zu optischer Wahrnehmbarkeit nothwendige Grösse, ja auf Grund theoretischer Erwägungen müssen wir annehmen, dass alle lebendige Substanz aus kleinen und kleinsten Lebenseinheiten zusammengesetzt ist (§ 8). Schon das mit der Zeit fortgeschrittene und fortschreitende Erkennen von sichtbaren Structurelementen lässt keinen Zweifel, dass wir in unseren Tagen nicht entfernt alle Organe und Organelemente sehen. Ja es ist nicht unmöglich, dass es ganze Organismen oder Entwickelungsstadien von Organismen giebt, die unserem Auge durch die besten Mikroskope nicht sichtbar sind.

In einer kleinen Zelle (oder in einem Organe dieser) müssen die Bausteine

1) Ueber die Schizophyten. Vgl. Hegler, Botan. Centralblatt 1895, Bd. 64, p. 203; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 150; Nadson, Botan. Centralblatt 1895, Bd. 63, p. 238 u. s. w.; Palla, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 511 ff.; Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. Zellkerns 1896, p. 160; (A. Fischer, Unters. über Cyanoph. u. Bacterien 1897, p. 61, 121.)

2) Dieses Wort ist übrigens in verschiedenem Sinne benutzt. Vgl. Zimmermann, Pflanzenzelle 1887; Wiesner, Elementarstruktur 1892, p. 83; Schütt, Peridineen 1895, p. 74.

3) Hanstein, Das Protoplasma 1880, p. 22.

nothwendig noch viel winziger sein, ohne desshalb im Verhältniss zum Ganzen eine verschwindende Grösse zu besitzen. Je kleiner und zahlreicher die Bausteine sind, um so grösser wird die Mannigfaltigkeit der möglichen Combinationen. Zudem werden mit der geringen Grösse und der zunehmenden Oberfläche Verhältnisse und Bedingungen geschaffen, die in mannigfachster Weise von eminenter Bedeutung sind. Schon die winzigen Bacterien lehren, wie gerade durch die geringe Grösse grossartige Leistungen möglich sind. Um das unendlich Kleine und ebenso das unendlich Grosse richtig beurtheilen zu können, dürfen wir überhaupt nicht schlechthin mit dem Maasstabe messen, der aus der unmittelbar wahrnehmbaren Erscheinungswelt abstrahirt ist. Mit der directen Wahrnehmung, mit der realen Existenz distincter Organe ist übrigens gewiss, dass das geschilderte Bauprincip ebensowohl mit dem mehr oder weniger flüssigen Aggregatzustand, als auch mit jedwelcher sichtbaren Structur vereinbar sein muss.

Somit gilt gleiches für die von Bütschli entdeckte wabige Structur, die ja nicht ausschliesst, dass sich vor unseren Augen ein ebenso complicirtes Bild, wie das einer ganzen Zelle entrollen würde, wenn alles millionenfach grösser vor uns stände. Uebrigens erschien und erscheint auch dem freien Auge ein Parenchymgewebe als eine feinwabige Masse, und Niemand vermochte das dahinter stehende Bild einer lebenden Zelle zu ahnen, das sich fernerhin dem besser bewaffneten Auge enthüllte. Und selbst wenn die Entdeckung Bütschli's dereinst eine gleiche Bedeutung erlangen sollte, wie die erste Erkennung einer zellwabigen Structur der Gewebe, so befinden wir uns doch zur Zeit nur in dem ersten Stadium des formalen Erkennens einer gesetzmässigen Anordnung. So wissen wir nicht zu sagen, ob etwa nur die Wabenwandungen aus lebendiger Substanz bestehen, ob etwa die Wabenstructur nur ein Miniaturbild eines durch grössere Vacuolen schaumigen Protoplasmas ist oder ob lebendige Masse die Wabenräume (Enchylema) erfüllt [1].

Jedenfalls erhält sich alles Leben nur im ewigen Wechsel und ohne eine stetige Umsetzung, ohne den Wechsel der Constellationen, in dem aber der harmonische Zusammenhalt des Ganzen conservirt wird, wäre auch das Walten und Schaffen des Protoplasten nicht möglich. In der That sind ja die Lagenänderungen von Zellkern, Plastiden u. s. w. Indicien für dauernde Verschiebungen des augenblicklichen Gleichgewichts und besonders in den mitotischen Kerntheilungen spielen sich in dem einzelnen Organe, in dem Kerne in sehr auffälliger Weise formative Verschiebungen und Gestaltungen ab. Doch muss sich Veränderung auch in den unsichtbaren Lebenselementen vollziehen, um diesen Wachsen und Theilen zu ermöglichen.

Zur Versinnlichung des gesetzmässigen Zusammenhalts im ewigen Wechsel mag man sich vom Mikrokosmos zum Makrokosmos wenden. In unserem Planetensystem kehren ebenfalls die gleichen Constellationen periodisch wieder und auf und in dem einzelnen Weltenkörper vollziehen sich dauernd Verschie-

1) Ich muss mich hier auf diese Andeutungen beschränken und verweise auf die Originalarbeiten Bütschli's, sowie auf O. Hertwig, Zelle 1893, p. 18; Zimmermann, Beihefte zum Botan. Centralblatt 1893, Bd. III, p. 213; Klemm, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 28, p. 685. — Ueber Schaumstructur von Kieselgallerte etc. Bütschli, Verhandlg. d. Naturw. Medicin. Vereins zu Heidelberg 1894, Bd. V, Heft 3. — Bei Hertwig ist auch die Granula-Theorie Altmann's berücksichtigt. (Puriewitsch, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 239.)

bungen und Veränderungen[1]). Dem ferne stehenden Menschen aber erscheint selbst der mächtige Sirius unveränderlich und um das scheinbare Beharren trotz allen Wechsels zu versinnlichen, mag noch an das von Lucrez gebrauchte Bild, an eine hüpfende Heerde erinnert werden, die von Weitem gesehen wie ein weisser Fleck erscheint. Aehnlich aber geht es uns mit den Organen, deren Kleinheit keinen Einblick gestattet und selbst, wenn man sich in der Heerde die Schafe bewegen sieht, hat man desshalb keine Einsicht in das lebendige Getriebe im Inneren eines jeden Gliedes dieser Heerde.

Um aber alle diese Verschiebungen, diese Form- und Lagenänderungen zu ermöglichen, die sich ununterbrochen und als ein Symptom des Lebens im lebensthätigen Protoplasten abspielen, ist eine geringe Cohäsion geradezu eine Nothwendigkeit. Der Aggregatzustand des Protoplasten ist in der That zumeist der einer etwas zähflüssigen Masse. Damit ist aber natürlich nicht ausgeschlossen, dass einzelnen Theilen dauernd oder zeitweilig eine ansehnlichere Cohäsion zukommt. Dass die Fähigkeit zur Steigerung der Cohäsion dem Protoplasma innewohnen kann, lehren u. a. die Samenfäden der Farne, die Cilien der Schwärmer und die zu fester Masse gewordene Haut der Euglenen. In der peripherischen Schicht des Plasmodiums von Myxomyceten lässt sich ferner sehr schön ein Wechsel des Aggregatzustandes beobachten, wie ihn etwa Gelatine beim Erwärmen und Erkalten durchmacht. Voraussichtlich spielt ein solcher Wechsel vielfach eine Rolle im Dienste des Lebensgetriebes, und so mag es sich ereignen, dass einzelne Stofftheilchen, etwa Eiweissmolecüle abwechselnd im flüssigen und festeren Zustande vorhanden sind[2]). Uebrigens hat Pfaundler[3]) solchen Wechsel allgemein zur Erklärung der Eigenschaften weicher Körper herbeigezogen.

Auch dürften die Chromosomen und manche andere distincte Elemente im Inneren des Protoplasten einen festeren, etwa einen gelatinösen Aggregatzustand besitzen. Eine genaue Beurtheilung ist eben nicht leicht, da mit der geringen Grösse die von der Oberflächenenergie ausgehenden Wirkungen in schwer controlirbarer Weise für Verhalten und Gestalten an Bedeutung gewinnen.

Mit dem flüssigen oder zähflüssigen Zustand besteht natürlich das Streben, diejenigen Gleichgewichtsfiguren anzunehmen, die Massen solcher Beschaffenheit zukommt. Dem entspricht auch die Erfahrung und es ist wohl verständlich, dass im lebensthätigen Organismus die angestrebte Gestaltung nicht völlig erreicht wird. Denn der stetige Wechsel der Gestaltung ist ja ein Zeugniss für die ununterbrochene Aenderung der Constellationen, und so dürfte sehr gewöhnlich die Bewegung schon wieder in neue Bahnen gelenkt sein, bevor der Gleichgewichtszustand erreicht war, welcher den immer flüchtigen Bedingungen des Augenblickes entsprochen hätte.

Damit steht voll im Einklang, dass mit der Hemmung der Lebensthätigkeit oder nur der Bewegungsthätigkeit auch solche Protoplasten der Kugelform zustreben, die zuvor, wie die der Myxomyceten, eine besondere Gestaltung erreichten. Ebenso nehmen dann schaumige Protoplasmamassen die Gleichgewichts-

---

1) Vgl. Pfeffer, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 316.

2) Näheres vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 253; Bütschli, Unters. über mikroskop. Schäume 1892, p. 144, 171; Hertwig, Zelle 1893.

3) Pfaundler, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. 2, p. 253.

figur an, die auch bei intensiver Lebensthätigkeit immer angestrebt wird. Auch die Gestaltung der von Bütschli nachgewiesenen schaumigen Structur ist ohne Zweifel durch die Gesetze bedingt, die ebenso in todten Massen herrschen.

Durch welche Anstösse und mechanische Mittel alle die besonderen Vorgänge und Gestaltungen veranlasst und ausgeführt werden, lässt sich zur Zeit nicht präcisiren, wenn wir auch vermuthen dürfen, dass allgemeine und localisirte Umsetzungen und chemische Actionen in Verband mit den daraus resultirenden Verhältnissen (Oberflächenenergie u. s. w.) eine hervorragende Rolle spielen. Hiermit im Zusammenhang steht auch die Frage, wie es kommt, dass trotz allen Wechsels, trotz aller wirklichen und scheinbaren Anziehungen und Abstossungen der Zusammenhalt im Protoplasten (ebenso auch zwischen Symbionten) erhalten bleibt, während doch im Protoplasma die Tendenz besteht, Fremdkörper auszustossen[1]).

Dem realen Geschehen kann man, wie schon betont wurde, die Ursachen nicht direct ansehen, und nur eine fehlerhafte Methodik und Logik kann sich vermessen, allein aus der formalen Gestaltung bei der Zelltheilung die maassgebenden Ursachen und Kräfte ablesen oder auch nur entscheiden zu wollen, welche Theile activ oder passiv sind (vgl. Kap. I). Natürlich kann für die physiologischen Studien bedeutungsvoll auch das Fortbewegen und überhaupt das Verhalten von gelösten und ungelösten Fremdstoffen (Excrete und plastische Stoffe) werden, die zwar zum Aufbau des Protoplasten nicht gehören, jedoch fast immer in demselben vorkommen. Solche Einschlüsse, oder auch nur die plastischen Materialien, sind wohl als Verbrauchsstoffe (Hertwig, Zelle p. 24), Metaplasma[2]), Paraplasma (Kupfer) oder Deutoplasma (v. Beneden) bezeichnet worden. Uebrigens ist aus naheliegenden Gründen eine scharfe Unterscheidung von Baustoffen und metaplasmatischen Stoffen zuweilen schwierig oder unmöglich.

§ 8. Abstammung und Herkunft der Organe des Protoplasten.

Damit in allen Nachkommen die elterlichen Eigenschaften wiederkehren, müssen nothwendig die für die specifische Organisation maassgebenden Organe und Organelemente, so gut wie der ganze Protoplast, von ihresgleichen abstammen, also durch selbstthätige Theilung sich vermehren. In der That gehen alle Zellkerne und Chromatophoren nur aus ihresgleichen hervor, und in den Kernen werden wiederum die Chromosomen durch Theilung vermehrt. Aber auch für die kleinsten und nicht mehr sichtbaren physiologischen Einheiten muss diese autonome Vermehrungsweise nothwendig gefordert werden.

Nichts steht aber im Wege, dass nunmehr der Protoplast, dem auf solche Weise der specifische Artcharakter erhalten bleibt (wie andere Lebewesen) durch die Lebensthätigkeit aus todten Massen oder auch aus lebendiger Substanz als Neuformationen Organe schafft, die im Dienste des Ganzen bedeutungsvoll, ja

1) Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 174.
2) Hanstein, Botan. Zeitung 1868, p. 710.

nothwendig sind. In der That sind das Schneckenhaus, und ebenso die um einen nackten Protoplast gebildete Zellhaut (§ 84) nicht Abkömmlinge von ihresgleichen, sondern Organe, welche der lebendige Organismus vermöge der überkommenen Eigenschaften erzeugte.

In diesem Sinne sind auch Organe aufzufassen, die ganz oder theilweise aus lebendiger Substanz zu transitorischer oder bleibender Existenz neuformirt werden. So gut wie das embryonale Gewebe je nach Umständen verschiedene Organe formirt, entstehen z. B. aus dem Protoplasma der Myxomyceten die Cilien[1]) als Organe, die neugebildet, aber nicht als solche von den Vorfahren übernommen wurden. Solches trifft auch für die Hautschicht zu, welche das Protoplasma nach aussen und ebenso gegen die Vacuolen abgrenzt, und der als Grenzwall eine besondere functionelle Bedeutung zufällt. Wie die Hautschicht nehmen Vacuolen als Neuformationen ihren Ursprung und damit ist wohl verträglich, dass sich die vorhandenen Vacuolen durch Theilung vermehren, ja unter Umständen vermehren müssen[2]). Denn ebenso wenig wird man Neubildung für die Zellhaut negiren wollen, weil sich dieselbe bei der Vermehrung der Hefezellen in continuo erhält. Ebenso wie die Zellhaut werden auch die Vacuolen zu verschiedenen Zwecken dienstbar gemacht und unter Umständen zum Verschwinden gebracht. In solchen Erwägungen ist es wohl möglich und zulässig, dass zwischen dem maassgebenden organisatorischen Gerüste an sich leblose Substanz in verschiedener Weise zum Aufbau und im Dienste des Ganzen nutzbar gemacht wird.

Ferner ist kaum zu bezweifeln, dass vielfach durch specifische Gruppierung und Verwendung der physiologischen Einheiten bestimmte Ziele erreicht werden, und es ist wohl möglich, dass auf solche Weise selbst gewisse distincte Plastiden neugebildet werden. Ist doch derzeit selbst für die Nucleolen und Centrosomen nicht endgiltig entschieden, ob sie nur durch Theilung erhalten werden, oder ob sie zeitweise entstehen und vergehen[3]).

Keineswegs ist aber für jede Function ein nur diesem Einzelzwecke dienendes Organ anzunehmen. Vielmehr sind gewisse generelle Functionen wie Ernährung, Wachsthum, Athmung unerlässlieh für alle lebendige Substanz und es ist gerade von höchster Wichtigkeit, dass wesentliche Theile des lebendigen Organismus die Befähigung zu verschiedener Thätigkeit in sich tragen. Ja gerade in vollster Anerkennung des physiologischen Zusammenwirkens und der functionellen Arbeitstheilung muss es ganz unmöglich erscheinen, dass gewisse Theile oder Schichten des Protoplasten etwa nur Stoffwechsel, Athmung oder Bewegung zu vollbringen haben[4]), und selbst der Zellkern kann unmöglich nur einem Zwecke dienstbar sein.

Desshalb können aber sehr wohl im Protoplasten, so gut wie in der

1) Ueber Cilien vgl. Referat von Zimmermann, Beihefte z. Bot. Centralbl. 1894. Bd. 4, p. 169; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 156.

2) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 224. — Vgl. § 3 u. 18 dieses Buches.

3) Vgl. z. B. Strasburger, Jahrb. für wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 151. 172; 1897. Bd. 30, p. 379, 387; R. Hertwig, Centrosom u. Centralspindel 1895 u. die hier citirte Lit. — Zimmermann, Zellkern 1896; Boveri, Zur Physiol. d. Kern- u. Zelltheilung 1897.

4) Solche Annahme findet sich z. B. bei Brass, Biolog. Studien 1883, Heft I.

ganzen Pflanze einzelne Organe ganz speciell einer Hauptaufgabe gewidmet sein, wie das für Chlorophyllkörper, Stärkebildner etc. bekannt ist. Daraus folgt aber keineswegs, dass die Production von Eiweiss, Säuren, Farbstoffen immer an ein bestimmtes Organ gekettet ist, und ebenso ist es z. B. noch ganz fraglich, ob es bestimmter Oelbildner bedarf (§ 82).

Es ist nicht geboten auf Pyrenoide (§ 53), Augenflecke, Karyoide[1]), Nematoplasten[2]) und andere sichtbare Gebilde einzugehen, deren functionelle Bedeutung noch nicht näher bekannt ist. Uebrigens ist wohl oft bei der etwas eiligen Schaffung neuer Namen[3]) vergessen, dass generisch gleichwerthige Organe nach Form und Inhalt verschieden erscheinen können. Das lehren u. a. die Chlorophyllorgane, sowie die Vacuolen, die zu verschiedenen Zwecken dienstbar gemacht sind[4]). Ferner können Organe und Organelemente zeitweise in verschiedener Gruppirung und Gestaltung erscheinen, wie das u. a. für die Vacuolen, die mitotische Kerntheilung, die Gruppirung von Chromatophoren, Mikrosomen bekannt ist.

Aus den schon (§ 6) angeführten Gründen ist auch für den Protoplasten eine morphologische Nomenclatur geboten und Strasburger[5]), der sonst ebenfalls diesem Princip huldigt, verfährt inconsequent, indem er mit »Kinoplasma« und »Trophoplasma« zugleich für cytoplasmatische Theile eine bestimmte active Thätigkeit kennzeichnen will, die zudem nur auf Grund von formalen Gestaltungen supponirt, aber real in keiner Weise erwiesen wird. Dagegen wird z. B. durch Unterscheidung von Hyaloplasma[6]) und Körnerplasma[7]) oder Polioplasma[8]) zunächst nur einer sichtbaren Thatsache Rechnung getragen.

Hypothesen über den unsichtbaren Aufbau. Alle Erwägungen über die dem Auge unzugängliche Structur führen unvermeidlich zu dem Schlusse, dass die lebendige Substanz aus winzigen Organen und Organelementen zusammengefügt sein muss, die sich, analog wie die sichtbaren lebendigen Theile, durch selbstthätiges Ernähren, Wachsen und Theilen erhalten und vermehren. Der Annahme derartiger lebendigen Elemente begegnen wir denn auch in allen Hypothesen, gleichviel ob sie mit Rücksicht auf die Erhaltung der Artcharaktere in allem Wechsel oder im Anschluss an den sichtbaren Bau eine Vorstellung über die unsichtbare Structur erstreben. Denn dem Wesen der Sache nach tragen solchen allgemeinsten Charakter des Lebendigen die physiologischen Einheiten Spencer's, die Keimchen oder Pangene Darwin's, resp. de Vries', die Idioplasmatheilchen Nägeli's, die Plasomen Wiesner's, die Biophoren Weismann's[9]).

---

1) Palla, Bericht d. bot. Gesellsch. 1894, p. 153.

2) Zimmermann, Beihefte z. Bot. Centralblatt 1893, Bd. III, p. 215.

3) Vgl. z. B. Schütt, Die Peridineen 1895, p. 41, 81, 87 u. s. w.

4) Crato, Botan. Zeitg. 1893, p. 158 u. Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 407. — Ueber Gasvacuolen siehe Klebhahn, Flora 1895, p. 241.

5) Strasburger, Histologische Beiträge 1892, Heft IV, p. 60; 1893, Heft V, p. 101 Vgl. auch Zacharias, Flora 1895, Ergänzungsband p. 259. (Jahrb. f. wiss. Botan. 1897, Bd. 30, p. 375.)

6) Pfeffer, Osmot. Untersuch. 1877, p. 123. Vgl. über d. Nomenclatur Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 188.

7) Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1876, II. Aufl., p. 286.

8) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 154.

9) Eine vollständige Zusammenstellung der verschiedenen Theorien bei Delage, la structure du protoplama et l'hérédité 1895. Vgl. ferner Wiesner, Elementarstruktur 1892; Hertwig, Zelle 1893, p. 267.

Es ist aber nicht die Aufgabe unserer empirischen Physiologie, diese Hypothesen und ihre Besonderheiten, sowie ihre Ziele und Zwecke auszumalen. Uebrigens gelten die für die wahrnehmbaren Theile entwickelten Gesichtspunkte der Hauptsache nach auch für die unsichtbaren physiologischen Einheiten, die allgemein und ohne jede specielle Voraussetzung als Pangene bezeichnet werden sollen. In einem wie im anderen Falle handelt es sich um lebende Einheiten, die in mannigfacher Weise zu Einheiten höherer Ordnung zusammentreten, die sich hinwiederum zu Organelementen und Organen vereinen. Um an ein Bild anzuknüpfen sei auf die Buchstaben des Alphabetes hingewiesen, durch deren Vereinigung zu Worten, zu Sätzen u. s. w. eine unabsehbare Zahl von Combinationen und Gedanken zum Ausdruck gebracht werden kann. Aber auch das Heer der Kohlenstoffverbindungen mag daran erinnern, welche gewaltige Menge verschiedener Körper schon durch die Combinationen von 3 oder 4 Elementen erzeugbar ist.

In analogem Sinne ist eine gewaltige Mannigfaltigkeit der lebendigen Combinationen, der Organe und der ganzen Substanz, gut zu verstehen, ohne dass gerade eine besonders grosse Zahl verschiedener einfachster Pangene nothwendig erscheint. Doch mag es wahrscheinlicher dünken, dass im Aufbau eines jeden Protoplasten eine grosse, ja vielleicht eine gewaltige Zahl verschiedener einfachster, d. h. nicht weiter in physiologische Einheiten zergliederbarer Pangene vereint ist.

Die lebendige Substanz ist also in letzter Instanz ein Aggregat von Pangenen, und Veränderungen und Transformationen, die sich in jener abspielen, dürften auch einzelne oder zahlreiche der physiologischen Einheiten betreffen. Dazu gehört u. a., dass lebendige Substanz, dass also Pangene unter Umständen im Dienste des Ganzen zur Construction an sich nicht lebendiger Organe Verwendung finden.

Ein jedes einzelne Pangen wird im Allgemeinen nur im Zusammenhang mit dem Ganzen zu Ernährung, Wachsthum, Theilung befähigt sein. Jedenfalls kann aber das Pangen kein einfaches Micell, sondern muss ein Verband von Micellen oder Molecülen mit specifischer Organisation sein. Dabei dürften allgemein verschiedene chemische Elemente, sei es in directer Verkettung, sei es in den aufbauenden Micellen, betheiligt sein. Und wie es bei jeder Maschine auch auf die specifische Art der Verkettung der Theile ankommt, ist für verschiedene Pangene eine chemische Differenz zwar nicht unbedingt nothwendig, wenn auch, sei es in quantitativer, sei es in qualitativer Hinsicht wahrscheinlich. Da aber ein Pangen, wie lebendige Substanz quellungsfähig sein muss, so ist auch sein complicirter Aufbau mit den Hypothesen über die Construction quellungsfähiger Substanzen, also mit der Micellarhypothese vereinbar[1]).

Mit diesen Andeutungen muss ich mich begnügen. Uebrigens sei auf die früheren allgemeinen Betrachtungen verwiesen, in deren Rahmen jede Hypothese passen muss (§ 5).

§ 9. Beziehungen zwischen Zellkern und Cytoplasma.

Im Protoplasten ergiebt sich, wie in jedem Organismus, das reale Geschehen als Resultante aus dem Zusammengreifen und Zusammenwirken der aufbauenden

---

1) Vgl. § 13 u. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 158.

Theile, die in gegenseitiger Unterstützung und Abhängigkeit arbeiten und sich erhalten. Demgemäss sind zur Beurtheilung dieser Beziehungen und Verhältnisse im Protoplasten dieselben Normen maassgebend, welche früher in genereller Weise ausgesprochen wurden (§ 6).

Dementsprechend ist es relativ leicht, die Function eines Organes zu erforschen, das, wie z. B. ein Chlorophyllkorn, wesentlich einer einzelnen Function dient, während es sehr schwierig ist, alle die mannigfachen Beziehungen und Thätigkeiten von Zellkern und Cytoplasma zu durchschauen, von deren Realisirung überhaupt die Existenzfähigkeit des Organismus abhängt. Fehlt uns eine tiefere Einsicht in diese Verhältnisse, so dürfte doch eine ganz allgemeine Beleuchtung am Platze sein, da in den Discussionen über die Bedeutung von Zellkern und Cytoplasma oft eine genügende Kritik vermisst wird.

Da Zellkern und Cytoplasma in ihrer Vereinigung den Protoplasten bilden, so existirt dieser mit Separirung der Organe ebensowenig wie eine Flechte nach Trennung der Algen und Pilze, an deren symbiotische Vereinigung ihre Existenz gekettet ist. Handelt es sich im letzteren Falle um selbständige Organismen, so ist doch der Vergleich gerechtfertigt und es ist nicht nöthig, dass alle diejenigen Organismen, welche in der Symbiose gedeihen, im isolirten Zustand cultivirbar sind.

Kommt aber ein Organismus aus günstigen Verhältnissen in Bedingungen, die für eine dauernde Erhaltung nicht ausreichen, so geht er unvermeidlich mit allmählich nachlassender Thätigkeit dem Tode entgegen. Bevor dieser eintritt sind noch Symptome vitaler Thätigkeit bemerklich und das ist ebenso der Fall in separirten Organen, die nicht befähigt sind, nach der Trennung von dem Ganzen eine selbständige Existenz zu finden. In diesem Sinne ist es zu verstehen, dass der ausgeschnittene Muskel noch gewisse Zeit zuckungsfähig bleibt, dass das isolirte Chlorophyllkorn zunächst noch Kohlensäure zersetzt (§ 52), dass Kern und Cytoplasma nach ihrer Separirung noch gewisse vitale Actionen vollführen.

In jedem Falle liegt in diesen und ähnlichen Vorgängen eine Nachwirkung[1]) der vorausgegangenen Verhältnisse vor, in denen die Bedingungen für das Gedeihen des Organismus, für die Formirung der functionstüchtigen Organe geboten waren. Einmal geschaffen, tragen aber die einzelnen Theile eine gewisse Selbstbefähigung in sich, die nach der Isolation bis zu einem gewissen Grade zum Ausdruck kommt. Für die Dauer und Ausgiebigkeit solcher Actionen sind wiederum die gebotenen Verhältnisse von wesentlicher Bedeutung und es ist durchaus nicht unmöglich, dass es dereinst gelingt, Culturbedingungen herzustellen, in denen ein Chlorophyllkorn, vielleicht sogar ein Zellkern oder eine Cytoplasmamasse lange lebendig erhalten oder selbst zu Wachsthum und Vermehrung gebracht werden kann. Doch würden auch dann zu vollem Rechte die entwickelten Principien bestehen, die dem Wesen nach ebenso für selbständige Organismen, als auch für solche gelten, die man heute nicht auf künstlichen Nährböden zu erziehen versteht.

---

1) In solchen Erwägungen bedarf es keiner speciellen Erörterungen, wie und warum es ganz ungerechtfertigt ist, etwa in den Actionen des isolirten Protoplasma, wie es wohl geschah, den Nachklang specifischer Einflüsse des Kernes zu sehen, der doch seinerseits ebenso vom Cytoplasma abhängig ist.

In allen bisherigen Versuchen kam es weder in einem kernfreien Cytoplasma, noch in einem cytoplasmafreien Kerne zu einer Fortbildung, wie sie zur Erhaltung eines Organismus nothwendig ist. Vielmehr gingen die isolirten Massen endlich zu Grunde, nachdem sie während einiger Zeit, zuweilen während einiger Wochen sich lebendig erhalten und einzelne vitale Actionen vollführt hatten.

Als lebendig darf man das Cytoplasma ansehen, so lange es noch plasmolytisch contrahirbar ist und ähnliche diosmotische Eigenschaften aufzuweisen hat, wie der intacte Protoplast. Ferner werden Bewegungen in dem kernfreien Cytoplasma fortgesetzt. Denn in solchem Cytoplasma beobachtet man bei niederen und höheren Pflanzen lebhafte Strömung[1]) und Hand in Hand mit dieser amöboide Bewegungen bei Amöben[2]), Pulsation der contractilen Vacuolen bei Protisten[3]). Ebenso lassen die Bewegungen der Cilien eine Unabhängkeit vom Kerne erkennen und desshalb vermögen kernfreie Stücke von Schwärmsporen und von Protisten[4]) im Wasser herumzuschwimmen. Specifische Eigenheiten sind überall zu erwarten und es ist desshalb nicht unmöglich, dass dem kernfreien Cytoplasma bestimmter Pflanzen die Fähigkeit zukommt, eine neue Zellhaut zu bilden.

Dass der vom Cytoplasma befreite Kern nach einiger Zeit zu Grunde geht, wurde von Acqua[5]) für den generativen Kern des Pollenschlauchs, von Verworn[6]) für die Kerne von Protisten nachgewiesen. Die nach Theilung strebenden Kerne der Staubfadenhaare von Tradescantia vermögen aber nach Untersuchungen, welche Demoor[7]) in meinem Institute aufnahm, die mitotische Theilung theilweise oder ganz auch dann durchzuführen, wenn das Cytoplasma durch Kohlensäure oder durch Chloroform zum Absterben gebracht ist. Nach diesem wichtigen Resultate hat also der Kern zur Ausführung der Theilung die directe Mithilfe des Cytoplasmas nicht nöthig und zudem vermag er diese Thätigkeit auch in Wasserstoff, also ohne Sauerstoffathmung auszuführen. Unter diesen Umständen und ebenso, wenn durch Chloroform die Bewegung gehemmt ist, kommt es nicht zur Bildung der Zellplatte und der Zellhaut, deren Formation also von der Thätigkeit im Cytoplasma abhängt.

Alle diese Vorgänge in den isolirten Theilen beweisen zugleich die Fortdauer einer Stoffwechselthätigkeit, und der Stillstand der Cytoplasmaströmung mit Entziehung des Sauerstoffs lässt erkennen, dass auch in den isolirten Theilen die Sauerstoffathmung anhält. Bei Präsenz von Sauerstoff ist diese ohne Zweifel ebenso im isolirten Kerne thätig.

---

1) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 279; Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 172; Gerasimoff, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten 1892 u. 1896. Vgl. über diese und andere Fragen das Referat von Zimmermann, Beiblätter z. Botan. Centralblatt 1894, Bd. 4, p. 81; O. Hertwig, Zelle 1893, p. 264; Verworn, Allgem. Physiologie 1895.

2) Hofer, Experimentell. Unters. üb. d. Einfluss d. Kernes auf d. Protoplasma 1889, p. 486.

3) Hofer, l. c. Weitere Lit. bei O. Hertwig und Verworn.

4) Lit. bei O. Hertwig und bei Verworn. Ueber Cilien d. Bacterien, A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 153.

5) Acqua, Malpighia 1891, Bd. V, p. 21.

6) Verworn, Pflüger's: Archiv f. Physiologie 1892, Bd. 61, p. 1.

7) Demoor, Contribution à l'étude d. l. Physiologie d. l. Cellule 1894, p. 72, 75 etc. (Separatab. aus Archives d. Biologie Bd. 13).

In umhäuteten Zellen kann man durch plasmolytische Wirkung ein Zerfallen in kernhaltige und kernfreie Partien erzielen (Fig. 1), die auch zum Austritt aus den geöffneten Zellen gebracht werden können[1]). Dagegen bieten grössere Infusorien den Vortheil, dass kernfreie Stücke direct abgeschnitten und ohne Anwendung von Zucker- oder Salzlösung beobachtet werden können. In allen Fällen gingen die kernfreien Stücke zu Grunde[2]), erhielten sich aber in den von Klebs mit Algen angestellten Versuchen 6 Wochen lang lebendig. Dabei beobachtete Klebs (l. c.) in den in 16—20 Proc. Zuckerlösung liegenden Algen und Moosblättern nie eine Neubildung von Zellhaut, während eine solche um die kernhaltigen Portionen ziemlich bald erschien. Da aber Palla[3]) eine Bildung von Zellhaut auch um kernfreie Stücke in Haaren, Pollenschläuchen, Blattzellen und auch in einigen Algen beobachtete, so muss durch Versuche entschieden werden, unter welchen Umständen dieses oder jenes Resultat herauskommt. Ein merkliches Flächenwachsthum der Haut scheint in den kernfreien Stücken bis dahin nicht beobachtet zu sein.

Fig. 1. Wurzelhaar von Cucurbita pepo mit 10 Proc. Traubenzucker plasmolysirt. Nach 3 Tagen hat sich um die den nucleus enthaltende Plasmapartie *a*, sowie um die damit in Verbindung stehende Portion *b* eine neue Zellhaut gebildet. Eine solche ist dagegen nicht um das isolirte kernfreie Stück *c* entstanden. (480/1.)

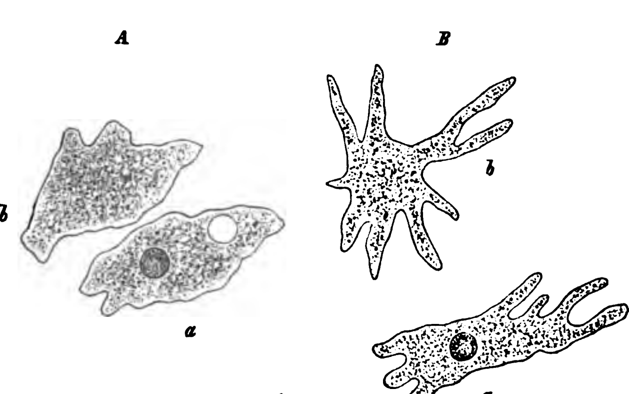


Fig. 2. Amoeba Proteus (nach Hofer). *A* sogleich, *B* 5 Minuten nach dem Zerschneiden. Sowohl die kernhaltigen Stücke *a*, als auch die kernfreien Stücke *b* haben wieder Fortsätze gebildet, nachdem dieselben in Folge des Zerschneidens zunächst die in *A* wiedergegebene Form angenommen hatten.

Durch die operativen Eingriffe wird zunächst eine gewisse Alteration erzielt. Doch beginnen in den zunächst abgerundeten Amöben auch die kernfreien Stücke alsbald eine neue Ausgestaltung (Fig. 2) (Hofer, l. c.). Anderseits bewirken

1) Klebs, Untersuch. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1888, Bd. II, p. 552; Klercker, Eine Methode zur Isolirung lebender Protoplasten 1892 (Kgl. Vetenskaps Akad. Forhandlingar Stockholm).

2) Schmitz, Festschrift d. Naturforscher-Gesellschaft in Halle 1879, p, 275; Klebs l. c.; Haberlandt, Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes 1887 p. 83 u. s. w.

3) Palla, Flora 1890, p. 314. Aehnliche Beobachtungen bei Acqua, Malpighia, Bd. V. Vgl. auch das Referat bei Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralblatt 1894, IV, p. 85. — Diese Resultate wurden, wie inzwischen die Untersuchungen von Townsend ergaben, durch die Erhaltung plasmatischer Verbindungsfäden erzielt (Pfeffer, Bericht d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaft 1896, p. 505; Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484).

traumatische Reize auch in den kernfreien Stücken z. B. eine gewisse Beschleunigung der Plasmaströmung und der Wimperbewegungen (vgl. Bd. II). Mit der Zeit nimmt freilich in den kernfreien Portionen alle Thätigkeit ab und dementsprechend fand Hofer (l. c.), dass die kernfreien Amöben die aufgenommenen Fremdkörper schlechter verdauen.

Die Kenntniss der Actionen in separirten Organen ist zwar überaus wichtig, doch muss wohl beachtet werden, dass die potentiellen Fähigkeiten im regulatorischen Gesammtgetriebe in verschiedener Weise in Anspruch genommen und dienstbar gemacht werden, und dass mancherlei nur durch das Zusammenwirken im intacten Organismus erreicht und ermöglicht wird (vgl. § 4). Es ist desshalb ein fundamentaler Fehler, wenn z. B. die Zellhautbildung als eine specielle Function des Zellkerns desshalb angesprochen wird, weil die Zellhaut von dem kernfreien Cytoplasma nicht mehr formirt wird.

Wachsen und Gestalten kommt nur in stetigem Zusammenwirken zu Stande und demgemäss ist die Existenz und der Charakter der Art nicht einseitig im Kerne oder im Cytoplasma, sondern in der Vereinigung beider begründet. Analog wie jede verschiedene Combination von Algen- und Pilzarten eine besondere Flechtenform liefert, würde unbedingt, wie schon früher (§ 5) betont wurde, jedesmal eine andere Pflanzenform (Art oder Varietät) entstehen, wenn es möglich wäre, denselben Zellkern mit verschiedenen Cytoplasten oder denselben Cytoplasten mit verschiedenen Kernen erfolgreich zu combiniren. Denn völlige Gleichheit des Erfolges ist, ebenso wie bei den Flechten, ein Beweis für die Identität der Componenten. Uebrigens wird schon durch Verschiebung der gewöhnlichen Aussenbedingungen das Verhalten und Gestalten einer Pflanze mehr oder minder modificirt.

So lange ein Vertauschen von Kern und Cytoplasma nicht gelingt, ist eine empirische Entscheidung der angedeuteten fundamentalen Frage unmöglich. Uebrigens stehen mit obigen Folgerungen in vollem Einklang die Erfahrungen über die Bastardirungen, in welchen zwei ganze Protoplasten zu einer sich fortbildenden Einheit verschmelzen. Da mit dem Samenfaden [1]) (wie es scheint, in allen Fällen bei der Befruchtung) der Eizelle auch Cytoplasma zugeführt wird, so kann schon dieserhalb aus den bezüglichen Erfahrungen die Alleinherrschaft des Kernes mit Recht nicht gefolgert werden und für das Dogma, dass der Kern der alleinige Träger der Erbmasse sei, ist ein zwingender Beweis überhaupt nicht erbracht worden. Einen solchen liefern auch die schönen Versuche Boveri's, in welchen in das kernlose Eistück eines Seeigels der Samenfaden einer anderen Art gebracht wurde, abgesehen von anderen Bedenken schon desshalb nicht, weil wiederum mit dem Samenfaden ein ganzer Protoplast eingeführt wurde [2]).

Es ist übrigens ganz unverkennbar, dass der Kern, welcher zuvor gar oft nebensächlich behandelt worden war, wesentlich durch die Beobachtung auffälliger formativer Vorgänge übermässig in den Vordergrund des Interesses und der Speculation gerückt wurde [3]). Die Degradation, welche der Kern nach der

---

1) Ueber den Bau der Samenfäden u. die bezügliche Literatur, vgl. Belajeff, Flora, Ergänzungsband 1894, p. 1.

2) Boveri, Archiv f. Entwicklungsmechanik 1895, Bd. II, p. 394; Seeliger, ebenda 1894, Bd. I, p. 204.

3) Vgl. auch Verworn Allgemeine Physiologie 1895, p. 486.

Entdeckung der Centrosomen[1]) mehrfach erfuhr, indem er theilweise sogar nur zum dienenden Gliede herabgedrückt wurde, lehrt wiederum, in wie hohem Grade das Sichtbarwerden von Dingen die Deutung beeinflusst. Aller Wahrscheinlichkeit nach würde es auch nicht an Theorien fehlen, welche dem Cytoplasma die Herrscherrolle zuweisen, wenn es fernerhin gelingen sollte, in diesem auffällige Gestaltungen zu erspähen, die sich sicherlich im Cytoplasma abspielen, in welchem sich ebenfalls die physiologischen Einheiten selbstthätig vermehren.

In diesen Fragen ist aus der relativ ansehnlichen Grösse des Kernes in embryonalen Zellen[2]) ein entscheidenes Argument nicht abzuleiten, so beachtenswerth und bedeutungsvoll diese Thatsache auch ist. Denn von der Körpermasse hängt doch nicht die Bedeutung eines Menschen im Gemeinwesen ab und die Bacterien demonstriren sehr schön, wie eine winzige lebendige Masse, indem sie zu intensiver Vermehrung befähigt ist, die gewaltigsten Leistungen zu vollbringen und selbst die grössten Organismen zu vernichten vermag. Zudem können gewaltige Reizerfolge durch unglaublich geringe Mengen ausgelöst werden.

Als eine Folge der Arbeitstheilung wird, je nach dem diese oder jene Vorgänge in das Auge gefasst werden, bald dem Kerne, bald dem Protoplasma die Hauptrolle zufallen. Desshalb bedarf es aber doch des Zusammenwirkens beider, um die nothwendige Gesammtthätigkeit zu erzielen, in der ohne Zweifel Kern und Cytoplasma in mannigfachster Weise sich wechselseitig mechanisch und auslösend beeinflussen. Aber selbst wenn vom Kerne vorwiegend auslösende Wirkungen ausgehen sollten, ja wenn er selbst in Bezug auf bestimmte Vorgänge gewissermaassen einem nervösen Centralorgan vergleichbar ist, bleiben doch unsere Betrachtungen zu vollem Rechte bestehen. So ist es nach unserer Auffassung ganz selbstverständlich, dass die formative Thätigkeit von dem Kerne wesentlich mit bestimmt wird. Doch ist natürlich selbst in den formativen Reizen, durch welche die Entstehung der Gallen veranlasst wird, der Erfolg durchaus von den Eigenschaften des bildsam thätigen Pflanzengewebes abhängig und diese Abhängigkeit würde ohne Frage sehr auffällig hervortreten, wenn durch dieselbe Wespe Gallen auf sehr verschiedenartigen Pflanzen erzeugt würden[3]).

Thatsächlich sind im intacten Protoplasten sowohl der Kern, als das Cytoplasma in mannigfacher Weise activ thätig und der Verkehr, sowie die Wechselwirkungen zwischen beiden sind offenbar viel inniger und vielseitiger, als zwischen zwei fremdartigen Zellen. Denn Kern und Cytoplast leben und wirken in innigster Symbiose, in welcher offenbar auch der Austausch lebendiger Substanz (physiologischer Einheiten u. s. w.) eine hervorragende Rolle spielt. Augenblicklich ist überhaupt noch nicht endgiltig entschieden, ob und in wie weit Spindelfasern, Centrosomen, Nucleolen u. s. w. zwischen Kern und Cytoplasma ausgetauscht werden, und nach einigen Autoren soll in gewissen Stadien der

1) Lit. über Centrosomen, vgl. p. 40. — Siehe auch O. Hertwig, Zelle 1893, p. 47, 146; Haacke, Biolog. Centralblatt 1895, Bd. 14, p. 44. (Boveri, Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung 1897; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 3, p. 387.)

2) Ueber Grössenänderungen d. Kernes vgl. Fr. Schwarz, Cohn's Beiträge zur Biologie 1892, Bd. V, p. 80; Zacharias, Flora 1895, Ergänzungsband, p. 217.

3) Das bisher Bekannte findet sich bei Eckstein, Pflanzengallen und Gallenthiere 1891.

Kerntheilung eine scharfe Abgrenzung von Kern und Cytoplasma ganz aufgegeben werden[1]).

Bildet die genaue Kenntniss der formalen Erscheinungen die erste und unerlässliche Grundlage aller Naturwissenschaft, so sind doch, wie hier nochmals betont sein mag (vgl. § 8), den Gestaltungen und Bewegungen, auch denen im Protoplasten, die veranlassenden und bewirkenden Ursachen nicht anzusehen. Auch werden thatsächlich gar oft formal ähnliche Erfolge mit verschiedenen Mitteln erreicht und eine äusserliche Aehnlichkeit gewisser magnetischer[2]) oder anderer Erscheinungen mit karyokinetischen Bildern berechtigt nicht, auf gleiche innere Ursachen zu schliessen.

Sind demgemäss z. B. die Kern- und Zelltheilungen die sichtbaren Erfolge eines unsichtbaren Waltens und Schaffens, so ist es desshalb, wie in allen Fällen, nicht minder bedeutungsvoll, wenn es gelingt, bestimmte Modalitäten mit anderen Erscheinungen in genetische Verkettung zu bringen. Ob in solchem Sinne unter andern die amitotische Kerntheilung ein untrügliches Zeichen dafür ist, dass in der Zelle nicht die ganze Erbmasse vereint ist, können nur sehr ausgedehnte Erfahrungen entscheiden[3]). Uebrigens hat die Erweiterung des Gesichtskreises bereits gelehrt, dass die formalen Vorgänge bei der Kern- und Zelltheilung nicht einer einzigen engbegrenzten Schablone folgen. Und wenn in den derzeit lebenden Organismen sich wirklich allgemein ein Zellkern findet, so ist doch nicht ausgeschlossen, dass ihnen Lebewesen vorausgingen, in welchen es noch nicht zu einer Differenzirung in Cytoplast und Nucleoplast gekommen war.

Für alles Geschehen, für alles Werden und Gestalten ist, wie allgemein betont wurde (§ 4, 5), die Gesammtconstellation, also auch die Vereinigung und das Zusammenwirken von Cytoplast und Nucleoplast entscheidend. Die Art mit allen ihren Eigenheiten existirt demgemäss nur in solcher nothwendigen Vereinigung und wenn der isolirte Cytoplast oder Nucleoplast zur Fortbildung gebracht werden könnten, so würden sich beide als Wesen mit besonderen Eigenschaften präsentiren. Thatsächlich fordert nichts eine andere Auffassung und die theoretischen Speculationen von Darwin, Spencer, Nägeli sind mindestens ebenso gut mit allen Erfahrungen verträglich, als die Deductionen von de Vries und Weismann, welche von dem unerwiesenen Axiom ausgehen, dass allein der Zellkern der Träger der Erbmasse sei.

Wir haben indess weder auf diese Hypothesen, noch auf die Frage der Variation und Erblichkeit einzugehen, welche in § 5 ganz im Allgemeinen und ohne bestimmte Voraussetzungen über den näheren Aufbau des Protoplasten berührt wurde. Es bedarf auch gar keiner diesbezüglichen Hypothese für die

---

1) Vgl. Zacharias, Flora, Ergänzungsband 1895, p. 252; Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralblatt 1894, Bd. 4, p. 86 u. die an diesen Stellen citirte Lit. über Centrosomen u. Nucleolen (vgl. auch p. 40 und 47 dieses Buches).

2) Vgl. Errera, Compt. rend. d. l. soc. royale d. botanique d. Belgique 1890, Bd. 29, p. 17.

3) Hegler, Botan. Centralblatt 1895, Bd. 64, p. 203; Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralblatt 1893, Bd. III, p. 352; Strasburger, Histologische Beiträge 1893, Heft V, p. 99. — Nach Gerassimoff (Ueber die kernlosen Zellen bei Conjugaten 1892, p. 9) soll in Spirogyra die Kerntheilung amitotisch verlaufen, wenn die eben begonnene normale mitotische Theilung durch Kälte rückgängig gemacht wird.

streng logische Folgerung, dass in allem Wechsel stets Zellen verbleiben müssen, die zum mindesten alles das in sich vereinen, was zur Fortbildung des ganzen Organismus unerlässlich ist. Eine solche Abstraction führt ebenfalls ohne jede Hypothese auf eine Masse, die potentiell das Ganze in sich trägt. Diese Masse mag als Erbmasse, Idioplasma, Keimplasma, embryonale Substanz[1]) bezeichnet werden, ohne dass mit diesen Worten eine bestimmte Theorie verknüpft sein soll.

So gut wie das embryonale Gewebe wird auch das Keimplasma zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgenutzt und umgestaltet und büsst damit bedingungsweise oder gänzlich die bisherige reproductive Fähigkeit ein. Zu solcher Auffassung drängen wenigstens die Beobachtungen an Pflanzen so unmittelbar, dass unter den Botanikern die, ich möchte sagen, dualistische Auffassung Weismann's keinen Boden fand, nach welcher das die Art erhaltende und das die Arbeit des Wachsens ausführende Plasma sich getrennt neben einander erhalten, also nicht in obigem Sinne einheitlichen Ursprungs sind[2]).

§ 10. Einkernige und vielkernige Zellen.

In jeder selbständigen Zelle ist ein Kern durchaus nothwendig, doch können einige und selbst sehr zahlreiche Kerne in einem Protoplasten vorhanden sein. Letzteres ist sogar die Regel bei solchen einzelligen Pflanzen, die wie die Siphoneen, Mucorineen, Myxomyceten relativ ansehnliche Grösse erreichen, indess können auch Gewebeelemente, wie die oft überaus langen Milchzellen mit zahlreichen Kernen ausgestattet sein. Ein solches Ziel wird immer erreicht, wenn die Theilung des Kernes sich ohne Theilung der Zelle abspielt, und thatsächlich sind beide Vorgänge zwar vielfach, aber nicht nothwendiger Weise miteinander verkettet.

Uebrigens rücken auch ohne Zellvermehrung die Theilkerne auseinander und durch innere Ursachen wird im allgemeinen in den vielkernigen Zellen eine gleichmässige oder doch eine solche Vertheilung erreicht und erhalten, dass ansehnliche kernfreie Cytoplasmastücke nicht vorhanden sind. Desshalb vermögen isolirte Stückchen des Protoplasten von Vaucheria, Mucor etc. schon bei sehr geringer Grösse sich zum Ganzen zu regeneriren und die Wahrscheinlichkeit, dass das kleinste Stückchen einen Zellkern enthält, wird durch die grosse Zahl der meist sehr kleinen Kerne sehr gesteigert. Ob in diesem Sinne die geringe Grösse der Kerne zu verstehen ist, oder ob dieselbe in anderer Weise mit der unterbleibenden Zelltheilung[3]) verkettet ist, muss dahin gestellt bleiben.

Durch solche regulatorisch gelenkte Vermehrung und Vertheilung der Kerne wird aber — und das ist offenbar von höchster Bedeutung — erzielt, dass für keine Partie der Cytoplasmamasse die nöthigen Wechselwirkungen auf eine grössere

1) Ich lasse dahingestellt, ob es sich vielleicht fernerhin empfiehlt, speciell als »embryonale Substanz« fortbildungsthätige Zellen auch dann zu bezeichnen, wenn ihnen die Fähigkeit abgeht, einen ganzen Organismus aus sich zu gestalten.

2) Näheres in den Werken von O. Hertwig, Delage u. s. w.

3) Vgl. Strasburger, Histologische Beiträge 1893, V, p. 124.

Distanz hin zu unterhalten sind, und in dieser Hinsicht sind somit ähnliche Verhältnisse erreicht wie in den kleineren einkernigen Zellen eines Gewebes. Es ist in der That noch unbekannt, auf welche Distanz eine für die Gesammtheit aller Functionen zureichende Wechselwirkung zwischen Kern und Cytoplasma in genügendem Maasse unterhalten wird. Denn hierüber geben die auf grosse Entfernung sich ausdehnenden Reizwirkungen keinen Aufschluss und um eine einzelne Function handelt es sich auch nur, wenn die Verbindung durch einen dünnen Plasmastrang veranlasst, dass die kernfreie Cytoplasmamasse sich ebenfalls mit Zellhaut umkleidet (Fig. 1, p. 45)[1]).

Experimente der letztgenannten oder ähnlicher Art dürften aber wohl berufen sein, eine gewisse Aufklärung zu schaffen. Bei Erwägung dieser Fragen ist ferner zu beachten, dass die grossen einkernigen Zellen in Geweben zumeist ausgewachsen und nicht mehr allseitig in Anspruch genommen sind. Wahrscheinlich sind aber in den grösseren Zellen auch die Strömungen, welche immer neue Cytoplasmamassen in die Umgebung des Kernes führen, sowie die Lagenänderungen des Kernes von wesentlicher Bedeutung. Damit ist wohl verträglich, dass der Kern öfters in der Nähe des Ortes gefunden wird, an welchem lebhafte Zellhautbildung im Gange ist. Jedoch ist dieses nicht immer der Fall, so verharrt z. B. in den Wurzelhaaren von Trianea bogotensis der Kern, vermuthlich in Folge mechanischer Verhältnisse, dauernd in der erweiterten Basis des Wurzelhaares, dessen Spitze energisch in die Länge wächst[2]).

Uebrigens ist in den Geweben allgemein vermittelst der die Wände durchsetzenden Plasmaverbindungen eine Continuität der lebendigen Substanz hergestellt, welche, wie schon (§ 4) betont wurde, sicherlich höchst wichtig für die gegenseitige Beeinflussung und für die Erzielung des harmonischen Zusammenwirkens der Zellen ist[3]). Mit der Existenz solcher Continuität der lebendigen Substanz können sehr wohl einzelne Elementarorgane, wie es bei den Siebröhren[4]) der Fall ist, ohne den Eigenbesitz eines Kernes bestehen und thätig sein. Thatsächlich ist auch die dauernde Activität der Cilien an die lebendige Verbindung mit dem intracellularen, kernhaltigen Protoplast gekettet[5]).

Durch die Plasmaverbindungen werden auch die Protoplaste vielzelliger Pflanzen zu einem einheitlichen Ganzen vereinigt. Damit wird eine Abgrenzung gegen die vielkernigen einzelligen Pflanzen, in welchen eben die Kammerung unterblieb, um so mehr unbestimmt, als die Plasmaverbindungen alle Uebergänge von den feinsten Fäden bis zu gröberen Strängen bieten und als es z. B. bei Cladophora unter gewissen Verhältnissen nur zur Bildung einer partiellen Scheidewand kommt.

---

1) Vgl. Pfeffer, Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1896, p. 505.

2) Abbildung in Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, Taf. II, Fig. 5. Ausserdem thatsächliches in Bd. II. Vgl. auch Pfeffer 1896, l. c.

3) Ueber diese Plasmaverbindungen und ihre Entstehung vgl. das Referat von Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralblatt 1893, Bd. III, p. 328; A. Meyer, Bot. Ztg. 1896, p. 187; Bericht der Bot. Gesellsch. 1897, p. 166. Pfeffer, 1896, l. c. (Vgl. § 20 u. Bd. II dieses Buches.)

4) Zacharias, Flora 1895, Ergänzungsbd. p. 224.

5) Ueber anderweitiges Vorkommen von extracellularem Plasma siehe z. B. Schütt, Die Peridineen 1895, p. 134; Sauvageau, Botan. Centralblatt 1890, Bd. 41, p. 293; Mangin, Recherch. anatom. s. l. Composés pectiques 1893, p. 59.

Natürlich hat aber die Kammerung eine vielseitige Bedeutung. Denn auf diese Weise wird für einen genügend festen Bau und für passende Wohnräume gesorgt, in welchen der weiche Protoplast ungestört hausen kann (§ 6). Weiter sind für vielzellige Pflanzen locale Verwundungen weniger gefährlich und die nach Form und Inhalt verschiedenen Zellen einer Pflanze demonstriren unmittelbar, dass mit der Abgrenzung eine weit gehende Arbeitstheilung in Bezug auf die einzelnen Zellen möglich ist. Eine derartige Differenzirung fällt bei den unicellularen Pflanzen weg, die aber, wie z. B. Caulerpa, eine Gliederung in Wurzel, Spross u. s. w. erreichen, selbst dann, wenn das (abgesehen von der Hautschicht) in Bewegung befindliche Protoplasma dauernd in der ganzen Pflanze herumgeführt wird.

Dem zumeist üblichen Sprachgebrauch folgend nennen wir jeden einheitlich abgegrenzten Protoplasten eine Zelle, gleichviel ob diese mit Zellhaut versehen (Dermatoplast) oder nackt ist (Gymnoplast). Unter den specifischen Bauverhältnissen, die in jedem Falle zu präcisiren sind, ist u. a. zu beachten, ob ein Protoplast einkernig oder vielkernig, ob er, um mit Hanstein[1]) zu reden, ein Monoplast oder ein Symplast ist. Wir sehen demgemäss Siphoneen und andere vielkernige Protoplasten als einzellige Wesen an, folgen also nicht Sachs[2]), der diese als nichtcellulare Pflanzen bezeichnet.

Da die Zusammengehörigkeit von Kern und Cytoplasma mit dem Begriffe von Zelle und Protoplast verknüpft ist, so scheint es mir nicht geboten, zur Kennzeichnung einer solchen Zusammengehörigkeit »Energide« als besondere Bezeichnung einzuführen, denn die eigentlich activen Substanzen, mit denen jede Zellenlehre rechnet, werden durch den neuen Namen nicht besser bekannt. Wenn ferner Sachs[3]), wie es scheint, fordert, dass in vielkernigen Zellen eine jede Energide ein, wenn auch unsichtbar abgegrenztes Ganzes ist, in dem also dieselbe lebendige Substanz vereint bleibt, so wird man seiner Auffassung nicht beistimmen können. Denn bei Strömung wechselt das Cytoplasma in der Umgebung des Zellkerns und bei Mitbewegen des Kernes wird kein Zusammenhalt mit bestimmten Partien der ruhenden Wandschicht erhalten. Uebrigens steht sicherlich die zwischen einigen Kernen liegende Cytoplasmamasse mit allen diesen Kernen, wenn auch je nach dem Abstand in ungleichem Grade in Wechselwirkung oder was dasselbe sagt, eine gegebene Cytoplasmamasse wird gleichzeitig von mehreren Kernen beeinflusst. Auch derartige Erwägungen zwingen dazu, zunächst den vielkernigen Protoplasten als eine morphologische und physiologische Einheit anzusehen.

§ 11. Chemische Qualität des Protoplasten.

Aus den Bauverhältnissen ergiebt sich von selbst, dass der Protoplast ein physiologisches, nicht aber ein chemisches Individuum ist, und ebenso ist klar,

1) Hanstein, Botan. Abhandlg. 1880, Bd. 4, p. 9.

2) Sachs, über einzellige Pflanzen. Sitzungsb. d. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg 1878.

3) Sachs, Flora 1892, p. 57; ebenda 1895, Ergänzungsband p. 406. — Vgl. auch Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralblatt 1893, Bd. III, p. 207; Strasburger, Histologische Beiträge 1893, Bd. V, p. 108.

dass durch Mischen der im Aufbau betheiligten Körper ebenso wenig ein Organismus, wie eine Uhr herstellbar ist. Mit dem Zerreiben und Mischen wird demgemäss nicht nur die Existenz des ganzen Protoplasten, sondern ebenso eines jeden, auch des kleinsten Organes vernichtet, denn eine jede physiologische Einheit ist zweifellos nicht eine chemische Verbindung, sondern ein organisirter Körper.

Die beste chemische Kenntniss der aufbauenden Bestandtheile reicht desshalb, wie schon § 1 betont wurde, ebenso wenig zum Verständniss des Organismus aus, wie die beste chemische Kenntniss von Eisen und Kohle zum Verständniss der Dampfmaschine und der Buchdruckerpresse. Doch ist natürlich die genaue chemische Kenntniss der aufbauenden Stoffe eine unerlässliche Vorbedingung für allen Fortschritt, und es ist gar nicht abzusehen, welche eminente physiologische Bedeutung die volle Aufhellung der constitutionellen und anderen Eigenschaften der Proteinstoffe erlangen wird.

Die chemischen Qualitäten und Affinitäten spielen zudem eine andere und verwickeltere Rolle als in einem Mechanismus. Durch chemischen Umsatz werden im Protoplasten die Baustoffe und die Betriebsmittel geschaffen und von chemischen Qualitäten und Affinitäten ist direct oder indirect alles Ernähren, Wachsen und Bewegen, ist auch der Zusammenhalt im Wechsel abhängig. In dem ganzen vitalen Getriebe sind, wie früher gekennzeichnet wurde, Stoffwechsel und Kraftwechsel unlösbar verkettet und schliesst alle Thätigkeit, alles Wachsen, Gestalten und Erhalten auch chemische Probleme ein. Uebrigens ist ebensowohl der Organisation, wie den chemischen Verhältnissen Rechnung getragen, wenn sachgemäss unter »Constellation« die Gesammtheit der maassgebenden Umstände und Bedingungen verstanden wird.

In richtiger Würdigung der Sachlage ist auch nicht zu bezweifeln, dass eine Verschiedenheit der Organismen sowohl durch eine Modification in der Organisation, als auch durch eine chemische Differenz in den aufbauenden Theilen, resp. durch beides vereint bedingt sein kann.

Thatsächlich handelt es sich bei chemischer Identität nur um eine differente Vereinigung, wenn durch die verschiedene Combination derselben Algen und Pilze verschiedene Flechtenformen entstehen. Sicherlich würden aber analoge Erfolge erzielt werden, wenn es gelänge, Cytoplasten und Zellkerne, überhaupt Organe verschiedener Abstammung erfolgreich zu combiniren (§ 4).

Andererseits ist als sicher anzunehmen, dass das Wesen und die Eigenschaften der physiologischen Einheiten und somit der aus diesen aufgebauten Organe und Organismen von der chemischen Qualität der aufbauenden Molecüle abhängig ist, dass also eine Veränderung der Eigenschaften resultiren würde, wenn in gewissen physiologischen Einheiten bestimmte Molecüle durch eine andere Substanz substituirt werden könnten.

Wie weit aber in Wirklichkeit durch chemische oder organisatorische Verhältnisse oder durch beide zugleich die Verschiedenheiten der Pflanzenarten bedingt sind, ist zur Zeit nicht abzuschätzen. Thatsächlich lassen sich öfters gewisse chemische Differenzen des Zellkerns u. s. w. erkennen, obgleich die zu Gebote stehenden Methoden nicht entfernt beanspruchen, z. B. alle chemischen Differenzen der aufbauenden Eiweissstoffe zu kennzeichnen. Zweifellos findet sich aber in den Protoplasten eine grosse Mannigfaltigkeit von Proteinstoffen

und Proteinstoffverbindungen, und thatsächlich können schon geringe constitutionelle Unterschiede physiologisch bedeutungsvoll werden, da durch dieselben erfahrungsgemäss der Nährwerth oder überhaupt der physiologische Werth eines Körpers eine weitgehende Verschiebung erfährt.

Uebrigens würden im Princip die obigen Betrachtungen ebenso gelten, wenn nicht, wie es auf unserem Planeten der Fall ist, der Protoplast vorwiegend aus Proteinstoffen aufgebaut wäre. In der That kann man auf Grund der uns zu Gebote stehenden Erfahrungen nicht den Schluss ziehen, dass Wesen mit den Hauptmerkzeichen des Lebendigen ohne Eiweissstoffe unmöglich sind. Vielmehr weiss Niemand, ob nicht unter ganz anderen Verhältnissen, etwa vor der Abkühlung unseres Planeten oder auf anderen Weltkörpern, fremdartige Lebewesen existiren oder existirten, ob es nicht sogar solche giebt, in denen die Rolle des Kohlenstoffs durch Silicium oder ein anderes Element übernommen ist.

Jedenfalls reichen aber schon die realen Erfahrungen völlig aus zu der Erkenntniss, dass ein ganz fundamentaler Fehler vorliegt, wenn das Protoplasma als ein chemisches Individuum angesehen oder, wenn ein einzelner Körper für den Bau oder für das ganze Lebensgetriebe verantwortlich gemacht wird.

In Wirklichkeit ist noch nicht entschieden, ob zum Aufbau der Protoplasten, neben verschiedenen Eiweissstoffen noch andere Körper, etwa Lecithine und Cholesterine[1]) oder Kohlenhydrate und Fette für sich oder in Verkettung mit Proteinstoffen nothwendig sind. Denn nothwendig kann ein Körper auch dann sein, wenn er sich nur in geringer Menge findet. Indess erlaubt das constante Vorkommen keinen bestimmten Schluss, und häufig treten Körper constant auf, die an dem Aufbau des eigentlichen Protoplasmas keinen Antheil haben.

Als Proteinstoffe oder Eiweissstoffe wird eine ganze Gruppe von Körpern bezeichnet, deren chemische Kenntniss bekanntlich noch in den Kinderschuhen steckt. Nach den bereits vorliegenden Erfahrungen ist aber, entsprechend dem complicirten und grossen Molecüle, in der Gruppe der Proteinstoffe die Zahl und die Mannigfaltigkeit der Verbindungen noch ansehnlicher, als in der Gruppe der Kohlenhydrate. Sicher ist von den real existirenden und möglichen Proteinstoffen und deren Verbindungen nur ein sehr kleiner Theil bis dahin bekannt. Aus dem, was wir wissen, ist aber zu entnehmen, dass es sich vielfach um Körper handelt, die leicht und oft durch geringfügige Anstösse Spaltungen, Umlagerungen, Polymerisirungen oder sonstige Veränderungen erfahren. Desshalb dürften die in der lebendigen Zelle vorhandenen Proteinstoffe, bezw. deren Verbindungen öfters mit dem Tode zerfallen, sei es dass die Mischung mit zuvor räumlich getrennten Stoffen Umsetzungen herbeiführt[2]), sei es, dass Verbindungen vorliegen, die nur unter ganz bestimmten Verhältnissen existenzfähig sind. Von derartigen Verbindungen erhält man also durch die üblichen Darstellungen und Analysen keine Kenntniss, und zudem ist eine Präcision der

1) Diese sieht z. B. Kossel (Archiv f. Physiologie 1891, p. 181) als nothwendig an. Ueber Cholesterine in Pflanzen siehe Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1890, Bd. 14. p. 512; über Lecithine Schulze, Versuchsstat. 1894, Bd. 43, p. 307; Stocklasa, Ber. d. chem. Gesellsch. 1896, p. 2761.

2) Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 456.

verschiedenen Proteinstoffe derzeit unmöglich. Ja die Namen Nuclein, Albumin u. s. w. sind wieder nur Gattungsbezeichnungen für verschiedene Species von Proteinstoffen.

Gerade die grosse Mannigfaltigkeit, sowie die leichte Verschiebung und Veränderlichkeit sind von hervorragender Bedeutung, und wohl geradezu nothwendig, um eben das zu erreichen, was zum Betriebe und zur Erhaltung des Lebens nothwendig ist. Thatsächlich kommen aber auch den verschiedenen Proteinstoffen recht differente physiologische Eigenschaften zu. Denn zu den Proteinstoffen gehören u. a. auch die Enzyme, die furchtbar giftigen Toxalbumine, sowie das Chitin, das an dem Aufbau der Zellhaut der Pilze betheiligt ist.

Aber auch am Aufbau des Protoplasmas selbst nehmen verschiedene Proteinstoffe theil, und es ist, wie schon angedeutet wurde, wohl möglich, dass in jedem lebendigen Organismus an irgend einer Stelle sich eine specifische Proteinstoffverbindung findet. Bekannt ist z. B., dass den Chromatinfäden, in denen Nucleine reichlich vertreten sind, eine andere Zusammensetzung zukommt, als den Spindelfasern oder der Hauptmasse des Cytoplasmas. Doch fehlen im letzteren keineswegs Nucleinstoffe, die ebenso in den Reservestoffen gefunden werden. Im Allgemeinen ist übrigens ein gewisser Unterschied zwischen dem Baumaterial und den Reservestoffen, und zwar in Bezug auf alle Körpergruppen vorhanden und zu erwarten, da das Nährmaterial erst durch fernere Verarbeitung dem Organismus dienstbar und dabei theilweise zu Baustoffen umgesetzt werden soll.

Schon den derzeit vorliegenden makrochemischen und mikrochemischen Erfahrungen ist zu entnehmen, dass wiederum die Proteinstoffe einzelner Pflanzenarten gewisse Verschiedenheiten bieten. Zu gleichem Schlusse führen auch andere Erwägungen, und es ist z. B. klar, dass die thermophilen Bacterien, welche noch bei 74° C. gut gedeihen, oder die Sporen, welche im wasserdurchtränkten Zustand eine halbe Stunde Siedehitze aushalten, nicht solche Eiweissverbindungen enthalten können, die schon bei niederer Temperatur coaguliren.

Ausblick auf die chemischen Eigenschaften. Die Behandlung der Proteinstoffe in den Lehrbüchern der Chemie kennzeichnet am besten die geringe Einsicht in die Constitution dieser Körper. Uebrigens kann es nicht die Aufgabe dieses Buches sein, die chemischen Eigenschaften von Körpern zu schildern, und es muss auf die Werke über physiologische Chemie[1]) verwiesen werden, in welchen auch die physiologisch bedeutungsvollen Eigenschaften, wie Löslichkeit, Aussalzen, Verdauen, Coagulation u. s. w. Berücksichtigung finden. Zwar sind

1) Neumeister, Lehrb. d. physiolog Chemie 1893, Bd. I; Hammarsten, Lehrb. d. physiolog. Chemie II. Aufl. 1895; Bunge, Lehrb. d. physiolog. Chemie 1895, III. Aufl.; Hoppe-Seyler, Handb. d. physiologisch-pathologisch chemischen Analyse, VI. Aufl. 1893. Auch die vegetabilischen Proteinstoffe sind voll berücksichtigt bei Drechsel, Artikel Eiweisskörper im Handwörterbuch d. Chemie, Bd. III, 1885; ebenso bei Frank Schwarz, Cohn's Beiträge zur Biologie, Bd. V, 1887. Ueber die Beziehungen zwischen animalischen und vegetabilischen Proteinstoffen vgl. ferner z. B. E. Schulze, In wie weit stimmen Pflanzen und Thierkörper in ihrer Zusammensetzung überein. Separatab. aus d. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. in Zürich 1894; Palladin, Zeitschr. f. Biologie. 1894, p. 191; Fleurent, Compt. rend. 1893, Bd. 117, p. 790.

diese Bücher vorwiegend animalischen Proteinstoffen gewidmet, denen sich aber in der Hauptsache die vegetabilischen Eiweisskörper anschliessen, und speciell dem Protoplasten kommt in chemischer Hinsicht in beiden Reichen ein wesentlich gleicher Aufbau zu. Immerhin dürften zur Charakterisirung der Sachlage einige kurze Bemerkungen gerechtfertigt sein, wobei zu beachten, dass bestimmte physiologische Probleme, wie der Gewinn der Eiweissstoffe und die Bedeutung dieser im Stoffwechsel in den entsprechenden Kapiteln behandelt werden.

Die Gruppe der Proteinstoffe umfasst Albumine, Enzyme, Leim, Knorpel, Chitin u. s. w., also sehr verschiedenartige Körper, die naturgemäss wiederum mit Stoffen zusammenhängen, welche nicht mehr als Proteinstoffe anzusehen sind. Während sämmtliche Proteinstoffe stickstoffhaltig sind, wird nicht bei allen Phosphor oder Schwefel im Molecüle gefunden. Im allgemeinen treten bei der hydrolytischen Spaltung zunächst Peptone oder ähnliche Körper, weiterhin allgemein Amidkörper auf. Daneben erscheinen vielfach, aber doch nicht ausnahmslos Kohlenhydrate, sowie Tyrosin oder andere aromatische Gruppen[1]). Demgemäss würden letztere, welchen die Millonsche- und die Xanthoprotein-Red action zu verdanken ist, kein integrirender Bestandtheil des Molecüls sämmtlicher Proteinstoffe sein.

Ohne auf die Frage einzugehen, in wie weit diese Spaltungsproducte im Eiweissmolecül präformirt sind, ist doch gewiss, dass dieses aus zahlreichen Atomgruppen zusammengefügt ist. Bei qualitativer und quantitativer Differenz dieser ist durch verschiedene Verkettung, Anlagerung von Seitenketten, Substitutionen, Polymerisirung u. s. w. eine unendliche Mannigfaltigkeit möglich und unter den vielen Verbindungen sind auch einige Vitellinate krystallisirbar. Ob nun in chemischer Hinsicht ein complexes Ureid, ein Condensationsproduct des Asparaginsäurealdehyds vorliegt, oder ob eine andere Auffassung der Constitution gerechtfertigt ist, dürfen wir dahin gestellt lassen[2]).

Zur Zeit dürfte vielleicht eine Gruppirung der Proteinstoffe in Albumine, Proteide und Albuminoide am vortheilhaftesten sein[3]). Wenn man von den Albuminen ausgeht, unter denen das Albumin ein typischer Repräsentant ist, sind als Proteide diejenigen Proteinstoffe zu bezeichnen, welche durch Vereinigung der Albumine mit anderen Atomgruppen entstehen. So sind die Nucleine[4]) Proteide, welche Phosphorsäure in esterartiger Bindung enthalten, während durch Vereinigung der Albumine mit Kohlenhydratgruppen die Glykoproteide entstehen. Durch weitere Vereinigung der Nucleine mit Albuminen werden dann z. B. die Nucleoalbumine erzeugt, zu denen u. a. Casein und Legumin zählen. In diesen ist demgemäss der Gehalt an Phosphorsäure herabgedrückt, der übrigens in den Nucleinen zwischen 3 und 9,6 Proc. schwankt. Analog wird durch Eintritt von Kohlenhydraten der Stickstoffgehalt deprimirt, der in den typischen Albuminen gegen 16 Proc. beträgt, in manchen Proteinkörpern aber bis 10 Proc. sinkt.

---

1) Vgl. Drechsel, l. c. p. 549; E. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1892, Bd. 21, p. 121; Malfatti, Botan. Centralblatt 1893, Bd. 55, p. 152; Cohn, Zeitschr. für physiol. Chemie 1896, Bd. 22, p. 153; Kossel, ebenda p. 176; Hedin, ebenda p. 191.

2) Vgl. Drechsel, l. c. p. 538, 547.

3) Vgl. Neumeister, l. c. p. 33. Auch Hammarsten, Zeitschr. für physiolog. Chemie 1894; Bd. 19, p. 19. — Ueber synthetische Darstellung gewisser Proteinstoffe vgl. d. Lit. bei Neumeister, Physiol. Chemie 1893, Bd. I, p. 44; ferner Kossel, Archiv f. Anatom. u. Physiol., Physiol. Abthlg. 1893, p. 157; Lilienfeld, ebenda 1894, p. 555.

4) Weiteres über Nucleine, Nucleinbasen, Nucleinsäuren u. s. w. siehe in den citirten Werken. — Milroy, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1896, Bd. 22, p. 307.

Zu den Albuminoiden zählen Leimsubstanzen, Keratin, Chitin und andere Proteinstoffe, welche bis dahin wesentlich aus animalischen Objecten gewonnen wurden, aber sicherlich in den Pflanzen sehr verbreitet sind.

Proteinstoffe der obengenannten Art und deren Verbindungen sind nun in verschiedener Weise in den Pflanzen nutzbar gemacht. Nucleine sind nach allen bisherigen Erfahrungen speciell am Aufbau des Zellkerns stark betheiligt. Uebrigens sind Nucleine als Nucleoalbumine auch in den Reservestoffen (Legumin, Conglutin u. s. w.) zu finden. Auch die Plastinkörper, die im Bau des Cytoplasten allgemein eine hervorragende Rolle zu spielen scheinen, sollen als phosphorsäurearme Nucleine anzusehen sein[1].

Damit sind einige allgemeinere Resultate der makrochemischen und mikrochemischen Studien angedeutet. Nach den mikrochemischen Studien sind speciell die Chromatinfäden vorwiegend aus phosphorsäurereichen Nucleinen componirt, während die Spindelfasern dem Plastin verwandt zu sein scheinen und der sogenannte Kernsaft aus Proteinstoffen besteht, die durch Pepsin verdaut werden[2].

Die typischen Nucleine werden von Pepsin nicht und von Trypsin nur schwer angegriffen und vielleicht sind diese Eigenschaften mit Bezug auf die Benutzung dieser Körper als Baumaterialien von Bedeutung. Im Zusammenhang damit drängt sich die Frage auf, ob bei der Verwendung von Legumin u. s. w. das Nuclein weiter verarbeitet oder nur abgespalten und als solches verwandt wird.

Bei der derzeitigen Sachlage scheint es weder vom chemischen, noch vom botanischen Standpuncte vortheilhaft oder geboten auf Grund kleiner mikrochemischer Unterschiede besondere Namen an Stelle der Gruppenbezeichnungen einzuführen. Es ist das um so weniger gerechtfertigt, als nachweislich Beimengungen und Infiltrationen die mikrochemischen Eigenschaften von plasmatischen Massen merklich modificiren. Die bezüglichen Bestrebungen von Frank Schwarz[3] haben übrigens auch wenig Beifall gefunden[4].

Veränderung mit dem Tode. Wohl zu beachten ist, dass mit der Tödtung allgemein chemische und anderweitige Umlagerungen eintreten. Davon geben Ausscheidungen, Verlust der Plasticität und andere sichtbare Veränderungen unmittelbar Kenntniss. Im Zusammenhang damit werden manche Farbstoffe erst mit dem Tode merklich gespeichert[5] und diesen, wie allen Differenzen zwischen Leben und Tod, hat die Physiologie stets voll Rechnung zu tragen.

Die Reactionen des todten Protoplasten behalten desshalb doch ihren hohen Werth, ebenso die Färbungen, welche unschätzbare Hilfsmittel sind, um irgend welche Differenzen bemerkbar oder deutlicher zu machen. Zu Schlüssen auf die chemische Qualität dürfen freilich die Farbenspeicherungen nur mit Vorsicht und Umsicht verwandt werden. Denn der Kohlenstoff, der als Diamant gar nicht, als Thierkohle aber mächtig adsorbirend und speichernd wirkt, mag an die hohe Bedeutung erinnern, welche der Vertheilung und dem Aggregatzustand zukommt[6].

---

1) Malfatti, Botan. Centralblatt 1893, Bd. 55, p. 152. Vgl. Fr. Schwarz, Cohn's Beiträge z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 126.

2) Vgl. Malfatti, Schwarz u. s w. l. c. Ueber Enzymwirkung auf Nucleine vgl. ferner Popoff, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1894, Bd. 18, p. 539. — Vgl. Zimmermann, Zellkern 1896, u. Zeitschr. f. Mikroskopie 1896, Bd. 12, p. 458.

3) Fr. Schwarz, Cohn's Beiträge z. Biologie 1892, Bd. 5.

4) Vgl. z. B. O. Hertwig, Zelle 1893, p. 37; Zimmermann, Beihefte zum Botan. Centralblatt 1893, Bd. III, p. 322.

5) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 276. — Vgl. auch Campbell, ebenda p. 569.

6) Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 1093.

Ferner lehren die in Technik und Wissenschaft üblichen Beizungen, dass ein Material, ohne dass es sich selbst chemisch verändert, farbenspeichernd gemacht werden kann[1]. Dieses und anderes ist u. a. auch bei der Beurtheilung des kyanophilen, bezw. erythrophilen Verhaltens von Zellkernen zu beachten[2].

Gesammtanalysen. Bei Analysirung des ganzen Protoplasten werden natürlich alle diejenigen Stoffe mitbestimmt, welche nicht zum Aufbau der eigentlichen lebendigen Substanz gehören. Derartige Stoffe enthält auch in reichlicher Menge das Plasmodium eines Myxomyceten, und die Zusammensetzung eines solchen vermag desshalb nicht viel mehr auszusagen, als die Analyse eines protoplasmareichen Gewebes, sofern die auf die Zellwände fallende Substanz in Abzug gebracht wird. Nach den Untersuchungen von Reinke[3] enthält das frische Plasmodium von Aethalium septicum soviel Wasser als mässig wasserreiche Pflanzentheile (§ 33), nämlich 71,6 Proc., von welchen 66,7 Proc. durch starken Druck abgepresst werden können. In 100 Theilen der lufttrockenen Substanz wurden gefunden:

Pepsin und Myrosin	1,8	Proc.
Vitellin	5,0	»
Plastin	27,4	»
Asparagin und andere Amide	1,0	»
Peptone und Peptonoid	4,0	»
Lecithin	0,2	»
Glycogen	4,7	»
Zuckerarten	3,0	»
Cholesterin	1,4	»
Fettsäuren im Aetherextract	4,0	»

Die übrigen 44,5 Proc. vertheilen sich auf verschiedene organische Körper und auf die Aschenbestandtheile, unter welchen Calciumcarbonat 27,7 Proc. ausmacht. Die nicht speciell berücksichtigten Nucleine machen z. B. in Eiterkörperchen nach Kossel[4]) 34,26 Proc. aus.

Das sog. active Albumin. Die derzeitigen chemischen Kenntnisse erlauben nicht, diejenigen Umsetzungen zu präcisiren, welche die Proteinstoffe des Protoplasten mit dem Tode erfahren. Wenn trotzdem Loew und Bokorny[5]) es wagen, eine bestimmte Constitution für die Eiweissstoffe des lebendigen Zustandes zu fordern und speciell Aldehydgruppen geradezu für die Lebensthätigkeit verantwortlich zu machen, so liegen damit Speculationen vor, welche weder vom chemischen, noch vom physiologischen Standpunkt gerechtfertigt sind.

Die Silberreduction, auf welche sich L. u. B. zunächst stützen, ist nicht, wie

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c. (A. Fischer, Unters. über Cyanophyc. und Bacter. 1897, p. 5, 118.)

2) Rosen, Cohn's Beiträge z. Biologie 1895, Bd. 7, p. 225, 304 u. die dort citirte Lit. Vgl. auch Lilienfeld, Centralbl. f. Physiolog. 1898, Bd. 7, p. 621; (A. Fischer, l. c.; Heine, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1896, Bd. 21, p. 494.) — Ueber die alkalische und saure Reaction des Protoplasma siehe § 86.

3) Reinke, Unters. a. d. botan. Labor. in Göttingen 1881, Heft 2, p. 54. Vgl. auch Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 2.

4) Vgl. O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1898, p. 17.

5) Loew u. Bokorny, Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma 1882. Biolog. Centralblatt 1891, Bd. 11, p. 5; Flora 1895, p. 68 u. s. w. Vgl. dazu Pfeffer, Flora 1889, p. 46; Klemm, Flora 1892, p. 395 u. Ber. d. bot. Gesellsch. 1892, p. 237; Zimmermann, Beihefte z. Bot. Centralbl. 1893, Bd. 3, p. 323 u. d. in diesen Werken cit. Literatur.

diese es annehmen, ein specifisches Indicium für Aldehydgruppen[1]). Thatsächlich sind in concreten Fällen die reducirenden Körper keine Proteinstoffe und das häufige Schwinden der Reduction mit dem Tode hängt nachweislich oft mit der nunmehr eingeleiteten Exosmose der fraglichen Körper zusammen. Denn wenn diese Körper durch Coffein, Antipyrin, Ammoncarbonat, Anilinfarben u. s. w. ausgefällt werden (§ 16), so wird die Silberreduction auch in der todten Zelle und zwar speciell durch die körnige Ausscheidung erzielt. Diese Ausscheidungen, die sie Proteosomen nennen, haben L. u. B. geradezu als actives Albumin und als eine sichere Reaction auf dieses angesprochen (vgl. die cit. Arbeiten von 1891 und 1895). Da diese Ausscheidungen ihre reducirende Eigenschaft theilweise sogar beim Kochen conserviren, so kommt den so ausgefällten Körpern gar nicht die grosse Labilität und leichte Zersetzbarkeit zu, die von den genannten Autoren als charakteristische und nothwendige Eigenschaft ihres activen Albumins gefordert wird[2]).

Es ist nicht nöthig zu discutiren, wann und wo solche Ausscheidungen im Protoplasma entstehen, da L. und B. selbst zugeben, dass dieselben gewöhnlich nur im Zellsaft auftreten. Mit dieser Erkenntniss haben diese Autoren ihre ursprüngliche Ansicht dahin verschoben, dass sie in ihrem activen Albumin nicht mehr einen Bestandtheil des lebendigen Protoplasmas, sondern nur einen dem Stoffwechsel anheimfallenden Betriebsstoff sehen. Damit hat eigentlich das active Albumin seine Berechtigung als ein die Lebensthätigkeit bedingender und dirigirender Körper verloren. Denn für das Geschehen ist in jedem Falle die bleibende Organisation des organisirten Protoplasmas entscheidend und diese maassgebenden Momente sind nicht erklärt, wenn nachgewiesen wird, dass bestimmte Stoffe, wie es immer der Fall ist, zur Erhaltung und zum Betriebe nothwendig sind.

Da ferner die besagten Ausfällungen, welche nach L. und B. die sicherste Reaction auf actives Albumin vorstellen, in zahlreichen Pflanzen gar nicht zu Stande kommen, so hat damit das speculativ geforderte active Albumin, d. h. ein Stoff, der doch in jedem lebendigen Protoplasma sein müsste, für die vorurtheilsfreie Forschung die Existenzberechtigung verloren. Denn nachweislich dringen Coffein u. s. w. auch da ein, wo keine Ausfällung entsteht und da die Zellen mit und ohne Ausfällung lebendig bleiben, so kann nicht die leichte Umlagerung zur Rettung des activen Albumins zur Hilfe gerufen werden. Da es sich um nicht nothwendige Stoffe dreht, so kann es nicht Wunder nehmen, dass Zellen auch dann ganz flott wachsen, wenn der fragliche Körper durch Coffein u. s. w. dauernd ausgeschieden gehalten wird.

Alle diese Schlüsse sind ganz unabhängig von der chemischen Qualität des fraglichen Körpers. Es ist also ohne Belang, ob es sich gelegentlich um Eiweissstoffe handelt, welche indess in concreten Fällen in den Ausfällungen (Proteosomen) nicht nachzuweisen sind. Als Stoffe, die solche Ausfällungen verursachen, sind z. B. Gerbstoffe und Phloroglucin bekannt. In der That entstehen mit Tannin unter analogen Bedingungen (in Capillaren und in Zellchen mit Gerbsäure-Leimmembran) ähnliche Fällungen, welche ebenso die Reduction der Silberlösung erzielen. Von diesen Ausfällungen wird noch in § 16 und 22 die Rede sein und nach dem Gesagten ist es nicht nöthig, auf die Annahme von L. und B. einzugehen, welche diese Ausfällungen durch Polymerisation ihres activen Albumins zu Stande kommen lassen.

Für eine Wissenschaft, die von Thatsachen und nicht von Dogmen ausgeht,

1) Vgl. Baumann, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1882, Bd. 29, p. 400.
2) Vgl. auch Correns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 641.

können die Speculationen von L. und B. nicht als eine discutable Hypothese angesehen werden, ganz abgesehen davon, dass das Lebensgetriebe eines Organismus nicht das Werk eines einzelnen chemischen Stoffes sein kann.

Nachdrücklich sei aber hervorgehoben, dass diese Polemik speciell den Auffassungen und den ungerechtfertigten Interpretationen gelten, welche L. und B. den Thatsachen geben. Denn zu den Erfahrungen, nach denen im Leben bestimmte Proteinstoffe eine Rolle spielen, nach denen ferner mit dem Tode Umsetzungen eintreten, wurde durch L. und B. principiell nichts neues geliefert. Ebenso haben, ganz unabhängig von den Speculationen der genannten Autoren, anderweitige Erwägungen zu der Annahme geführt, dass das Lebensgetriebe mit einer dauernden Zertrümmerung von Proteinstoffen verknüpft ist und dass vielleicht dauernd Eiweisskörper oder Verbindungen von Eiweisskörpern entstehen, welche durch ihre Labilität die Ursache der Athmung und anderer vitaler Processe werden (Kap. VIII, IX). Wohl möglich, dass in solchen physiologisch activen Stoffen Aldehydgruppen eine Rolle spielen, die übrigens auch manchen Zuckerarten zukommen und somit dieserhalb schon an der Constitution derjenigen Eiweisskörper betheiligt sind, in deren Molecül solche Kohlenhydratgruppen aufgenommen sind.

Kapitel III.

Quellung und Molecularstructur.

§ 12. Quellung und Quellungsenergie.

Um alle die Vorgänge und Umsetzungen zu ermöglichen, die sich im Innern des lebensthätigen Organismus abspielen, müssen nothwendig Wasser und gelöste Stoffe den Weg in das Innere der Zelle und der Organe des Protoplasten finden. Thatsächlich sind denn auch die Zellhaut, das Protoplasma, überhaupt die organisirten Substanzen imbibitionsfähig und zudem quellungsfähig. Diese Eigenschaft, durch Aufnahme, resp. Abgabe von Wasser zwischen die aufbauenden Theilchen in gewissen Grenzen das Volumen zu vergrössern, resp. zu verkleinern, ist aber nicht etwa eine ausschliessliche Eigenheit der organisirten Substanz. Denn Quellungsfähigkeit besitzen auch künstlich dargestellte Körper[1]), sowie z. B. die aus einer Collodiumhaut reducirte Cellulose und die todte Masse der Gelatine. In solchen Erwägungen dürfte es zweckmässiger sein, die Bezeichnung »organisirt« für den besonderen Bau des Lebendigen zu reserviren, also nicht auf alle quellungsfähige Substanzen auszudehnen, wie ich es früher, im Anschluss an die Theorien Nägeli's that[2]).

1) Z. B. Acrylcolloid, Tollens, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1874, Bd. 171, p. 336. Andere Beispiele siehe Pickering, Centralbl. f. Physiologie 1895, Bd. 9, p. 599. Auch die synthetische Darstellung von Cellulose ist nur eine Frage der Zeit. Ueber Quellen von Sphärokrystallen: A. Meyer, Stärkekörner 1895, p. 108.

2) I. Aufl., Bd. I, p. 18. Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 158.

Da aber die Theorien über die Molecularstructur der organisirten Substanzen sich wesentlich auf die Quellungsfähigkeit stützen, so ist ein kurzer Ausblick auf diese um so mehr geboten, als in den physikalischen Büchern die physiologisch bedeutungsvollen Verhältnisse nicht hervortreten. Für die allgemeine Betrachtung ist es indess ohne Belang, ob die discreten Theilchen Molecüle, Micellen oder andere Einheiten sind, und so soll hier zunächst keine bestimmte Molecularstructur vorausgesetzt werden.

Die Quellung ist bekanntlich sowohl von der Substanz als auch von der Natur der Flüssigkeit abhängig. So quellen Zellwände wohl in Wasser, aber nicht in Alkohol oder Terpentinöl. Ferner lagert das in Wasser lösliche arabische Gummi in verdünntem Alkohol in begrenzter Menge Wasser ein, und es bedarf nur der Erwärmung, um die ausgezeichnet quellungsfähige Leimgallerte in Lösung überzuführen. Diese Beispiele genügen schon, um darauf aufmerksam zu machen, dass begrenzte und unbegrenzte Wassereinlagerung, d. h. Quellung und Lösung durch alle Zwischenstufen verknüpft sind, und zudem ist es n manchen Fällen zweifelhaft, ob der in Wasser sich vertheilende Körper in eine wirkliche Lösung übergeht[1]).

Uebrigens liegt bei begrenzter Löslichkeit in einer Flüssigkeit wenigstens eine begrenzte Aufnahme von Substanztheilchen vor und die sog. festen Lösungen sind in der That mit den Quellungserscheinungen in Verbindung zu setzen. Denn ein Eindringen fremder Substanz, das eine gewisse Volumänderung bedingt, findet auch statt, wenn Kohlenstoff in ein Stück Eisen, Quecksilber in andere Metalle aufgenommen wird[2]).

Wie allgemein, so ist auch speciell die Quellungsfähigkeit der organisirten Körper in Wasser in weiten Grenzen verschieden. Denn während verkorkte Membranen kaum oder wenig aufquellen, kommen nach Nägeli[3]) in den gallertartigen Membranen der Nostocaceen, Palmellaceen u. s. w. auf 1 Theil feste Substanz 200 und mehr Theile Wasser. Ferner nimmt z. B. die trockene Wand von Holzzellen 48—51 Proc. Wasser auf[4]), während im Protoplasma der Wassergehalt zwischen 60 und 90 Proc. liegen mag (vgl. § 11). Wenn letzteres einen flüssigen Aggregatzustand besitzt, so lehren doch jene Gallertmembranen und ebenso Leimgallerte, dass schon mit sehr geringem Substanzgehalt ein festerer Aggregatzustand erreichbar ist. Für das Protoplasma aber ist, wie schon früher betont, ein flüssiger oder weicher Aggregatzustand, der eine leichte Verschiebung der Theile gestattet, geradezu eine physiologische Nothwendigkeit, während es anderseits unerlässlich ist, dass z. B. die zur Festigung dienenden Zellwände auch im gequollenen Zustand eine hohe Cohäsion besitzen.

Die Volumzunahme hängt aber nicht allein von der Wassereinlagerung in die quellende Substanz selbst ab. Denn beim Quellen des Samens wird die

1) Vgl. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 526; Barus u. Schneider, Zeitschr. für physikal. Chemie 1891, Bd. VIII, p. 278; für Glykogen etc. Brücke, Vorlesungen über Physiol. 1881, 3. Aufl., p. 325 u. Errera, l'Épiplasme des Ascomycètes 1882, p. 70.

2) Vgl. van't Hoff, Zeitschr. für physikal. Chemie 1890, Bd. V, p. 323; Küster, ebenda 1894, Bd. 13, p. 445.

3) Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 312. — Weitere Beispiele b. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 214.

4) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. II, p. 312. Vgl. § 27.

grösste Menge des Wassers in das Innere der Zelle geführt und wenn in diesem Falle die Turgorkraft mitspielt, so lehrt ein Badeschwamm oder ein todtes Moosblatt, dass schon die Quellung der Gerüstwandungen zu der Erweiterung der zwischenliegenden und sich mit Wasser füllenden Räume führen kann. Sofern nun diese mit dem Wasserverlust zusammenfallen und schwinden, bleibt die trocknende Substanz luftfrei, obgleich mit dem Quellen wiederum die mit Wasser sich füllenden Räume und Räumchen geschaffen werden.

Ein solches Verhältniss ist z. B. für Leimgallerte anzunehmen, die bekanntlich beim Eintrocknen schrumpft, ohne dass luftführende Räume erscheinen. In der That muss man annehmen, dass in colloidalen Körpern die Substanzteilchen (Molecüle oder Molecülcomplexe) zu einem Gerüstwerk verkettet sind[1]), und es scheint, dass die Wabenstructur, welche im Protoplasma (§ 7), aber auch in leblosen Gallerten wahrnehmbar ist[2]), durch eine solche Anordnung bedingt wird, die offenbar wohl geeignet ist, um mit wenig Substanz eine ansehnliche Cohäsion zu erreichen.

Unter solchen Umständen liegt also nur ein Theil des aufgenommenen Wassers im Bereiche der von der quellenden Substanz ausgehenden Molecularkräfte, die nur auf unmessbar kleine Entfernungen wirksam sind. Das so beherrschte und gebundene Wasser kann man demgemäss wohl als moleculares Imbibitionswasser (oder Adhäsionswasser) von dem capillaren Imbibitionswasser unterscheiden, das eben die zwischenliegenden Räume und Räumchen ausfüllt[3]). Bei dem so überaus geringen Wirkungsradius der Molecularkräfte muss solches capillares Imbibitionswasser sich schon bei sehr geringem Abstand der Molecüle oder Micellen einstellen.

Da aber in jedem imbibitionsfähigen feinporösen Körper ebenfalls Adhäsionswasser und capillares Imbibitionswasser zu unterscheiden sind, so liegt der Unterschied zwischen quellenden und nicht quellenden Körpern nicht in der Art und Weise, wie das Wasser festgehalten wird, sondern in dem ungleichen Verhalten beim Eindringen des Wassers[4]). Thatsächlich bieten die verschiedenen Zellwände und andere Körper alle Uebergänge von ansehnlicher bis zu unmerklicher Volumänderung und mit dem Härten in Alkohol verlieren z. B. Zellhäute und Leimgallerte die Quellungsfähigkeit, verhalten sich also wie ein feinporöser Körper, in welchem der verdunstende Alkohol durch Luft ersetzt wird. Uebrigens wird auch in einem System sich berührender Glasplättchen mit dem capillaren Eindringen von Wasser der Abstand der Plättchen vermehrt und ebenso erfährt durch die Imbibition ein feinporöser Sphärokrystall ein gewisses Aufquellen, sofern es die Cohäsion der radial gruppirten Krystallnadeln gestattet.

1) Lehmann, Molecularph. 1888, Bd. I, p. 525; Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 102, 127; van Bemmelen, Beibl. z. Annal. d. Physik u. Chemie 1889, Bd. 13, p. 63; Kekulé, Die wissensch. Ziele u. Leistungen d. Chemie 1878, p. 22. van Bemmelen, Die Absorption 1897.

2) Bütschli, Unters. über mikroskop. Schäume 1892, p. 218; Vorläufige Unters. an Gerinnungsschäumen in Sphärokrystallen 1894 (Seperat. a. d. Verhandlg. d. naturw. med. Vereins z. Heidelberg); Ueber Structur künstl. u. natürl. quellbarer Substanzen 1895 (ebenda); Ueber den Bau quellbarer Körper 1896; Steinbrinck, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1896, p. 29; Kolkwitz ebenda p. 106.

3) Pfeffer, Osmotische Untersuch. 1877, p. 39.

4) Diese Auffassung vertrat ich schon in der I. Aufl. dieses Buches. Vgl. ferner

Die Quellung ist ebenso wie Imbibition, Capillarität, Adsorption, Oberflächenspannung eine durch die Oberflächenenergie erzielte Erscheinung[1]). Vermöge der Oberflächenenergie, oder wie man auch sagen kann, durch die Anziehung zwischen Substanz und Wasser strebt das Wasser zwischen die Theile zu dringen, und treibt diese, wo es angeht, gleichsam wie ein Keil so lange auseinander, bis ein Gleichgewichtszustand zwischen diesen Bestrebungen und der Cohäsion, d. h. der Anziehung der Substanztheile unter einander erreicht ist. Da aber die Oberflächenenergie nur auf minimale Distanz wirksam ist[2]), sinkt die Quellungskraft sehr schnell mit zunehmendem Wassergehalt. Denn während die zunächst hinzutretenden Wassertheilchen mit ungeheurer Kraft adsorbirt und condensirt werden, geht solche Wirkung sehr bald dem Nullpunkt entgegen, den sie erreicht, bevor die Wasserhülle eine messbare Dicke gewonnen hat[3]).

Für diese allgemeinen Beziehungen und Bedingungen ist es ohne Bedeutung, ob das Wasser Molecüle, Micellen oder Micellverbände auseinander treibt und ob etwa die als ein einheitliches Ganzes wirkenden Micellen selbst wieder quellungsfähig sind. Ueberhaupt können in einer Quellung verschiedene Momente, darunter auch chemische Bindung und Lösungsvorgänge mitwirken. Aus den schon angedeuteten Beziehungen zwischen Lösung und Quellung ist aber z. B. zu entnehmen, dass zwar zumeist, aber doch nicht immer eine scharfe Grenze zwischen Porenquellung und Lösungsquellung[4]) gezogen werden kann.

Sofern ein Körper in einer anderen Flüssigkeit aufquillt, gilt im Princip gleiches wie beim Aufquellen in Wasser, und wenn z. B. Zellwände in Alkohol oder Schwefelkohlenstoff nicht merklich schwellen, so will das sagen, dass die attractiven Wirkungen nicht ausreichen, um die Molecüle oder Micellen der Wandsubstanz aus einander zu treiben. Es bedarf auch keiner Erörterung, warum die Quellungsgrösse in wässerigen Lösungen anders ausfällt als in reinem Wasser, und warum Wasser und gelöste Stoffe in einem anderen Verhältniss imbibirt werden, als sie in der Lösung geboten sind. Ueberwiegt die Affinität zum Wasser, so wird dieses reichlicher eingelagert und als Folge davon scheiden sich Glaubersalzkrystalle aus, wenn trockene Thierblase in einer gesättigten Lösung des genannten Salzes aufquillt[5]). Doch nicht immer wird Wasser in bevorzugter Weise absorbirt, wie u. a. aus der Absorption von Farbstoffen, Salzen u. s. w. in geronnenem Eiweiss, Kohle u. s. w. hervorgeht und für Kautschuk ist die begünstigte Imbibition von Alkohol aus einer wässerigen Lösung eine bekannte Thatsache. In allen solchen Fällen wird das Imbibitionswasser nicht eine Lösung gleicher, sondern mit der Entfernung von den Substanztheilchen

---

Schwendener, Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1886, Bd. 34, p. 590: A. Meyer, Unters. über die Stärkekörner 1895, p. 108; Bot. Ztg. 1896, p. 330.

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 163.

2) Siehe z. B. Winkelmann, Handbuch d. Physik 1891, Bd. I, p. 476.

3) Thatsachen u. Betrachtungen über d. Quellung bei Nägeli, Stärkekörner 1858. p. 332; Reinke, Botan. Abhdlg. von Hanstein 1879, Bd. 4, p. 1; Rodewald, Landw. Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 201. — Theoretisches, bei Riecke, Nachr. d. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen 1894, p. 1.

4) A. Meyer, Unters. über die Stärkekörner 1895, p. 129 unterscheidet bei Stärke Poren und Lösungsquellung.

5) Ludwig, Zeitschr. f. rationelle Medicin von Henle u. Pfeufer 1849, Bd. 8, p. 15; Pfeffer, Osmotische Untersuch. 1877, p. 40.

veränderlicher Concentration sein. Bei überwiegender Verwandtschaft zum Wasser dürfte zunächst um die Substanztheilchen eine verdünntere Lösung oder auch reines Wasser vorhanden sein und in den semipermeablen Wandungen werden [illegible] mit der imbibirten Wasser und Salz [illegible]. Alle diese Imbibitionsverhältnisse haben eine hohe physiologische Bedeutung, da durch sie die osmotische Ausnutzung bestimmt und regulirt wird.

Sicherlich sind aber die mit der Imbibition herbeigeführten Veränderungen können auch für chemische und anderweitige Umsetzungen in den [illegible] Körpern von wesentlicher Bedeutung. Denn mit der feinen Vertheilung, mit der Schaffung unendlich vieler Berührungspunkte gelangt die Oberflächenenergie zu entscheidender und bestimmender Bedeutung. Sehr schön wird das durch Thierkohle und Platinmohr demonstrirt, die bekanntlich vermöge der gewaltigen Oberfläche Absorptionen und Reactionen veranlassen, welche für den Diamant oder für ein solides Stück Platin zu einer verschwindenden Grösse herabgedrückt sind. Uebrigens bewegen sich die Absorptionsvorgänge auf dem Grenzgebiet der chemischen und physikalischen Erscheinungen und beruhen offenbar auf denselben Kräften, die den Zusammenhalt der festen Körper bewirken. So dürfte das nähere Studium der Absorptionen und überhaupt der Oberflächenenergie eine wichtige Bedeutung gewinnen und auch wichtige Bausteine für eine Theorie der chemischen Affinität liefern[1].

Um die Theilchen auseinander zu treiben, also um die Cohäsion zu überwinden, hat die Oberflächenenergie grosse innere Widerstände zu überwinden und dementsprechend vermag der aufquellende Körper gewaltigen Druck gegen äussere Widerstände auszuüben. Bekannt sind die riesigen Wirkungen, welche quellendes Holz erzielt, und nach Rodewald[2] bedarf es eines Druckes von 2523 Atmosphären, um das Aufquellen der trocknen Stärke zu verhindern, also um die Quellungskraft zu äquilibriren. Diese und ebenso der nach aussen gerichtete Druck nehmen natürlich mit der Wasseraufnahme sehr schnell ab. So konnte Reinke[3] aus dem wassergesättigten Laube von Laminaria schon bei sehr geringem Drucke etwas Wasser auspressen, während zu gleichem Erfolge bei 170 Proc. Wassergehalt ein Druck von 16 Atmosphären, bei 93 Proc. Wassergehalt aber schon ein Druck von 200 Atmosphären nothwendig war.

In derartigen Versuchen wird aber nicht allein die Quellung der festen Substanz bemessen. Denn so gut wie aus einem Badeschwamm wird zunächst das in den Zwischenräumen befindliche Wasser ausgepresst, sofern solche zwischen dem Gerüstwerk der quellenden Substanz vorhanden sind. Analog handelt es sich bei turgescenten zartwandigen Geweben zunächst nur um die Ueberwindung der Turgorkraft[4]. Das gilt ebenso für turgescente Samen, während beim Aufquellen trockener Samen Quellung und osmotische Energie zusammenwirken. Mit welcher ungeheuren Kraft auch Samen Wasser einsaugen, wird durch das Sprengen von Schädeln mit Hilfe quellender Samen demonstrirt und ebenso

1) Vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 1083. Ferner dieses Buch § 28 (Bodenabsorption) u. Kp. VIII (chemische Reactionen in der Zelle).

2) Rodewald, Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 237. — Ueber die durch Imbibition in nicht quellenden Körpern entwickelte Energie vgl. Jamin, Compt. rend. 1860, Bd. 50, p. 311.

3) Reinke, l. c. p. 54. — Versuche in dieser Richtung wurden u. a. auch angestellt von Liebig (Unters. über die Ursachen d. Saftbewegung im thierischen Organismus 1848, p. 5) und von Ludwig (Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 1858, Bd. I, p. 72).

4) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 288.

durch Versuche von Hales, in welchen die quellenden Erbsen den mit 83,5 Kilo beschwerten Deckel eines eisernen Topfes zu heben vermochten. Auf die zahlreichen Untersuchungen, welche seit Hales über die Quellung der Samen angestellt wurden, haben wir hier nicht einzugehen, da sie nichts bieten, was den Gesichtskreis über das Wesen der Quellung und der Turgorkraft erweitern könnte[1]).

Innerhalb der Pflanze sind Zellhäute, Protoplast u. s. w. oft erheblichen Zug- und Druckspannungen ausgesetzt, die natürlich einen gewissen Einfluss auf den Quellungsgrad haben. Dieser Einfluss ist gewöhnlich nicht ansehnlich genug, um durch Volumänderungen bemerklich zu werden, doch quellen in manchen Algen die inneren Schichten der Zellhäute gallertartig auf, wenn der gegen sie vom Protoplasma ausgeübte Druck aufgehoben wird[2]), und auch am Protoplasma lassen sich Volumänderungen als Folge von Druckkräften nachweisen.

Die Verdichtung des Wassers an der benetzten Oberfläche, sowie der hohe Energiewerth dieser Wirkung wird ferner durch die Wärmeentwickelung erwiesen, durch welche die Imbibition von Wasser in quellende und nicht quellende Körper zu Stande kommt. Ein Eingehen auf diese physikalischen Probleme kann hier indess unterbleiben[3]).

§ 13. Hypothesen über die Molecularstructur.

Mit jeder Vorstellung über die Molecularstructur begibt man sich unbedingt auf hypothetischen Boden und auch Atome und Molecüle sind nur durch Abstraction gewonnene Hilfsvorstellungen. Mit gleicher Wahrscheinlichkeit wie diese kann man indess nicht als nähere Bausteine der organisirten Substanz Micellen fordern, so lange es Physik und Chemie selbst für einfachere Verhältnisse unentschieden lassen, ob in der quellenden Substanz durch die eindringende Flüssigkeit Molecüle oder Molecülcomplexe (Micellen) auseinander gedrängt werden. Die Quellung ist thatsächlich, wie schon betont wurde, mit verschiedener Molecularstructur verträglich und so dürften wohl nicht immer dieselben Verhältnisse obwalten.

Trotzdem behalten aber ihre hohe Bedeutung die Bestrebungen Nägeli's, die auf Grund von Quellungs- und Wachsthumsvorgängen, späterhin auch unter Zuhilfenahme des optischen Verhaltens, eine Vorstellung über den Aufbau

1) Vgl. Detmer, Physiologie d. Keimungsprozesses 1880, p. 15; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 100; Reinke, l. c. Von neuerer Lit. sei genannt: Schindler, Wollny's Forschungen auf d. Gebiete d. Agriculturphysik 1881, Bd. 4, p. 194; Schmid, Versuchsstat. 1889, Bd. 36, p. 243; Régnard, Compt. rend. d. l. soc. d. Biologie 1889, p. 252; Gréhaut, ebenda 1889, p. 230; Bogdanoff, Versuchsstat. 1893, Bd. 42, p. 311, Gain, Bullet d. l. soc. botan. d. France 1894, Bd. 41, p. 490; Coupin, Annal. d. scienc. naturell. 1895, VIII. Ser., Bd. 2, p. 129.

2) Pfeffer, Osmotische Untersuch. 1877, p. 217.

3) Vgl. z. B. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 289, 548; Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 1085; Winkelmann, Handb. d. Physik 1891, Bd. I, p. 480. Ueber Verhalten quellender Gelatine vgl. Wiedemann u. Lüdeking, Annal. der Physik 1885, Bd. 15, p. 53. Wärmebildung bei Quellung von Stärke, Laminaria u. s. w.: Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 133; Reinke, Botan. Abhdlg. von Hanstein 1879, Bd. 4, p. 70; Rodewald, Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 218. Ueber Verdichtung von Wasser in den genannten Körpern, Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 53; Reinke, l. c., p. 61 u. 132.

organisirter Producte, zunächst von Stärkekörnern, Zellhäuten, Krystalloiden, zu gewinnen suchten, und zwar bereits zu einer Zeit, in welcher Physik und Chemie die Molecularstructur quellender Körper kaum in den Kreis ihrer Betrachtungen gezogen hatten. Ging Nägeli von irrigen Vorstellungen über das Wachsthum der Stärkekörner aus, so behalten doch seine klaren und scharfsinnigen Erwägungen und Deductionen für alle Zeit um so mehr einen hervorragenden Werth, als in ihnen die ersten zielbewussten Versuche vorliegen, die Vorgänge in den organisirten Körpern bis auf das moleculare Gebiet zu verfolgen. Immerhin genügt hier die Entwickelung der Grundzüge von Nägeli's Hypothese, die bei einiger Erweiterung mit allen Thatsachen wohl vereinbar ist und immer noch am besten und übersichtlichsten die molecularen Vorgänge bei Wachsthum, Quellung u. s. w. zu veranschaulichen vermag.

Nach Nägeli's[1]) Hypothese sind die näheren Bausteine, d. h. die winzigen Partikel, zwischen die das Wasser beim Quellen eindringt, nicht die Molecüle, sondern Molecülcomplexe, die unser Autor späterhin[2]) mit dem Namen Micell belegte. Die Micellen der organisierten Substanzen sind also einheitliche Körpertheilchen, die wie ein Krystall beim Zertrümmern in jedem Fragment ihre Eigenschaften bewahren und diese auch nicht durch Vergrösserung einbüssen, übrigens aus Molecülen oder Molecülverbindungen oder noch complicirter aufgebaut sein können. Während nun in einem Krystalloid einer künstlichen Zellhaut u. s. w. gleichartige Micellen anzunehmen sind, dürften nach Nägeli in einem organisirten Körper sehr gewöhnlich der Grösse oder der Qualität nach verschiedene Micellen vorhanden sein und ohne Zweifel im Protoplasten heterogene Bauelemente vereinigt (§ 78). (Vgl. Fig. 3.)

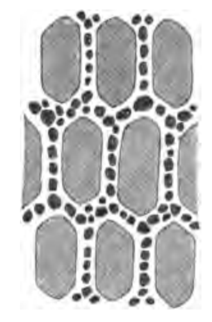


Fig. 3. Schematische Darstellung der Micellarstructur nach Nägeli und Schwendener.

Gleichartige oder ungleichartige Micellen können nun in der mannigfachsten Weise zusammengefügt sein und die verschiedensten körperlichen Formen besitzen. Doch führten Nägeli verschiedene Erwägungen, wie das Verhalten beim Austrocknen, gegen das polarisirte Licht u. s. w. zu der Annahme, dass die Micellen der organisirten Körper im allgemeinen krystallinisch oder doch polyedrisch seien und dass in festeren Körpern die Achsen in bestimmter Weise, also z. B. parallel oder wie bei den Krystallnadeln eines Sphärokrystalls, radial gerichtet seien. Uebrigens hat Nägeli späterhin (1879) verschiedene Verkettungen der Micellen zu Einheiten

1) Lit. Nägeli, die Stärkekörner 1858, p. 322; Ueber die krystallähnlichen Proteinkörper 1862, Bot. Mittheilungen Bd. I, p. 217; Ueber d. inneren Bau d. vegetabilischen Zellmembran 1864, ebenda p. 1 u. 46; Theorie d. Gährung 1879, p. 121; Theorie d. Abstammungslehre 1884, p. 35; Nägeli u. Schwendener, das Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 582.

2) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, l. c. p. 424. Ursprünglich hatte Nägeli, im Widerspruch mit dem chemischen Sprachgebrauch, die Micellen als Molecüle bezeichnet. Ein Micell kann, aber muss nicht eine Molecülverbindung sein, doch habe ich das für eine solche benutzte Wort »Tagma« (Osmotische Untersuch. 1877, p. 32), zu Gunsten der fast gleichzeitig von Nägeli eingeführten Bezeichnung »Micell« fallen gelassen. Eine Molecülverbindung nach festen Verhältnissen hat Nägeli (Theorie der Gährung 1879, p. 122) Pleon genannt.

höherer Ordnung und u. a. für die Colloide eine Verkettung zu einem Maschennetz angenommen.

Warum Nägeli für die Micellen selbst allgemein Quellungsunfähigkeit fordert, ist nicht recht einzusehen, da doch offenbar ein Molecülverband Wasser imbibiren und doch zugleich bei der Quellung als ein einheitliches Ganzes wirken kann[1]). Ein solches Verhältniss ist geradezu nothwendig, sofern lebendige physiologische Einheiten nach ihrem physikalischen Aufbau als Micellen zu betrachten sind. In solchen Pangenen etc. werden sich im allgemeinen nicht nur an der Oberfläche, sondern auch im Innern chemische Umlagerungen in Verbindung mit dem Eindringen anderer Stoffe abspielen. Uebrigens ist das immer der Fall, wenn die Molecüle eine chemische Umwandlung erfahren, wie es z. B. ohne Aufhebung der micellaren Structur zutrifft, wenn eine Cellulosewandung in Nitrocellulose verwandelt wird, die unschwer wieder in Cellulose zurückgeführt werden kann.

Unter gleichen Verhältnissen wird die Quellung mit der Zertrümmerung der Micellen, d. h. mit der Vergrösserung der wirksamen Oberfläche, zunehmen[2]). Doch hängt die Quellungsgrösse von so mannigfachen Umständen ab, dass es immer fraglich erscheint, ob der ungleiche Wassergehalt der Schichten in Zellhäuten, Stärkekörnern u. s. w. nur eine Function der Micellargrösse ist. Uebrigens beruhen die Annahmen Nägeli's über den Verlauf und die Ursachen von Streifungen und Schichtungen theilweise auf irrigen Beobachtungen, und den anschliessenden Discussionen über Durchkreuzung ungleich wasserhaltender Lamellen u. s. w. fehlt somit zumeist die reale Basis[3]).

In den Schichten der Stärkekörner sind Amylose und Amylodextrin in ungleichem Verhältniss vorhanden[4]) und es lässt sich nicht erweisen, dass die Substanz in den Schichten einer Zellwand in chemischer Hinsicht absolut identisch ist. Ausserdem sind andere Momente, wie die Verkettung der Micellen zu Gerüsten u. s. w. von entscheidender Bedeutung für die Quellung (§ 12), ebenso Infiltrationen, welche z. B. die Eigenschaften von Kork und Cuticula weitgehend modificiren.

Die Eigenschaft vieler organisirter Körper, nach 1 oder 2 Richtungen in Bezug auf die Quellungsgrösse oder die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes Differenzen zu bieten, verwandte Nägeli zu Schlüssen über die Form und die Anordnungen der Micellen, die aber naturgemäss nicht unbedingt zwingend sind. Denn die Grösse der Quellung ist von verschiedenen Verhältnissen abhängig und die Studien über Doppelbrechung können wohl für concrete Fälle wahrscheinlich machen, dass die Micellen anisotrop und gleichsinnig

1) Ich sehe hier ab von Krystallwasser, das unter Umständen indess in ähnlicher Weise gebunden sein mag, wie adsorbirtes Wasser. Im allgemeinen kann man aber zwischen Adhäsionswasser und Constitutionswasser unterscheiden. (Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 35; Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 129.)

2) Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 332, 345.

3) Vgl. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 346; Correns, ebenda 1892, Bd. 23, p. 254; Zimmermann, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie 1893, p. 302, sowie die in diesen Arbeiten cit. Lit.

4) A. Meyer, Unters. über d. Stärkekörner 1895, p. 2. Ueber die Quellung der Stärke beim Verkleistern u. s. w. ebenda p. 129.

orientirt sind, ohne desshalb die körperliche Form derselben zu präcisiren. Andererseits schliesst die Isotropie (z. B. des Protoplasmas) anisotrope oder krystallinische Micellen schon desshalb nicht aus, weil der optische Effect auch von der Anordnung der Theilchen abhängt.

Zur Zeit ist es überhaupt unentschieden, ob sich nicht häufig Molecüle zu Aggregaten vereinen, die als Micellen bezeichnet werden können. So werden für die Krystalle, in denen eine gleichmässige Anordnung der constituirenden Theile klar ausgesprochen ist, von manchen Forschern als nähere Bausteine physikalische Einheiten (= Micellen) gefordert, von anderen aber in Abrede gestellt[1]). Wenn speciell für Colloide Aggregation zu Micellen wahrscheinlich dünkt, so ist doch das muthmaassliche Maschennetz in einer Leimgallerte auch mit einer Verkettung von Molecülen verträglich[2]). In diesem Falle würde ein Stück einer solchen Gallerte ebenso als ein Riesenmicell zu bezeichnen sein, wie ein Krystall, der durch directe Molecularverkettung zum einheitlichen Ganzen wird, und es ist nicht einzusehen, warum solche Molecularvereinigung, warum also Micellen es nicht bis zu sichtbarer Grösse bringen sollen. Auch lehrt ferner jeder Sphärokrystall, dass Krystallnadeln, also nähere Bausteine von messbarer Grösse, sich zu einem imbibitionsfähigen Ganzen vereinigen.

Für den Protoplasten sind jedenfalls als nähere Bausteine physiologische Einheiten anzunehmen (S. 7), die, wie sie im näheren auch immer construirt sein mögen, im physikalisch-chemischen Sinne entweder Molecülvereinigungen, also Micellen, oder Micellarcomplexe sein müssen. So gelangen wir für das Protoplasma unvermeidlich zur Micellarhypothese und es ist nicht einzusehen, warum Wiesner[3]) die Micellen, diese physikalisch-chemischen Einheiten mit dem Aufbau des Protoplasmas aus physiologischen Einheiten für unvereinbar hält. Andererseits kann natürlich das aus distincten Organen und Organelementen zusammengefügte Protoplasma kein einzelner Molecularcomplex, also kein einheitliches Riesenmolecül sein.

Von dieser Basis aus lässt sich für die Producte des Protoplasten, also auch für Stärke und Zellhäute, zwar nicht unbedingt eine Micellarstructur fordern, die indess für die Zellhaut sehr wahrscheinlich ist und für das Stärkekorn selbst dann gelten würde, wenn dieses aus ansehnlichen Krystallnadeln componirt ist, denen Micellarstructur zukommt. Auch diese Betrachtungen

---

1) Lehmann, Molecularph. 1889, Bd. 2, p. 376, 379 u. d. dort cit. Lit.; Ostwald, Lehrb. d. allgemeinen Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I. p. 376, 897; Groth, die Molecularbeschaffenheit d. Krystalle 1888. — Ueber d. regelmässige Anordnung von Kryställchen in Flüssigkeiten vgl. Lehmann, Zeitschr. f. physik. Chemie 1890. Bd. 5, p. 427.

2) Vgl. § 12. Unter Zugrundelegung und im Anschluss an Erörterungen Kekulé's Die wissensch. Ziele u. Leistungen d. Chemie 1878, p. 22) über d. Molecularverkettung in Colloiden u. s. w., versuchte Strasburger (Bau und Wachsthum d. Zellhäute 1882, p. 224) diese Ideen unmittelbar auf organisirte Gebilde zu übertragen. In diesen Erörterungen ist aber einmal übersehen, dass für das Lebendige andere Gesichtspunkte physiologische und somit auch physikalische Einheiten fordern. Ferner führen die Betrachtungen, die an die Quellung etc. anknüpfen, wie in § 12 betont wurde, zu denselben Zielen, gleichviel ob man eine Verkettung von Molecülen und Micellen voraussetzt. Vgl. übrigens auch Schwendener, über Quellung und Doppelbrechung in Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1887, Bd. 34, p. 659.

3) Wiesner, die Elementarstructur 1892. Vgl. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 157 u. dieses Buch § 8.

sprechen zu Gunsten der micellaren Hypothese, die Nägeli, ausgehend von Stärke, Zellhaut, Krystalloiden entwickelte, um dieselbe erst späterhin auf das lebendige Protoplasma zu übertragen, in welchem offenbar die nähere Construction der Micellen und Micellverbände besonders mannigfaltig und verwickelt ist.

Nach alledem ist die Micellarhypothese am besten geeignet, um die physiologisch bedeutungsvollen Vorgänge auf das moleculare Gebiet zurück zu verfolgen. Natürlich haben alle derartigen Versuche nur einen speculativen und hypothetischen Charakter und eine Orientirung über die Grundzüge der Micellarhypothese ist für unsere Zwecke um so mehr ausreichend, als man die physiologischen Vorgänge doch nicht im näheren aus Composition, Form, Verkettung u. s. w. der Bauelemente zu erklären vermag. Es gilt das nicht nur für die vitalen Vorgänge im Protoplasma, denn auch bei gleichmässiger oder einseitig bevorzugter Quellung einer völlig todten Zellhaut ist nicht bestimmt zu entscheiden, in wie weit etwa die Gestalt der Micellen oder deren besondere Verkettung u. s. w. für den Erfolg maassgebend sind.

Quellungsfähige Krystalle (Krystalloide)[1]. Sofern man in den gewöhnlichen Krystallen als nähere Bausteine krystallinische Partikel annimmt, muss man solche und ebenso eine regelmässige Anordnung der Partikel auch den Krystalloiden, den Krystallen aus quellungsfähiger Substanz zugestehen. Seitdem übrigens das Umkrystallisiren der in dem Organismus vorkommenden Proteinstoffkrystalloide gelungen ist, kann kein Zweifel obwalten, dass dieselben analog im Organismus entstehen und wachsen. Die Aufhellung der Structur und Eigenschaften der Krystalloide darf somit der Krystallographie überlassen werden. Erinnert sei nur daran, dass, analog wie bei der Wärmewirkung, der Quellungscoefficient in den regulären Krystalloiden für die verschiedenen Achsen denselben, in den Krystallen anderer Systeme aber einen verschiedenen Werth hat.

Stärkekörner[2]. Alle Erfahrungen über Quellung, optisches Verhalten u. s. w. weisen darauf hin, dass es sich in den Stärkekörnern um krystallinische und anisotrope Bausteine handelt, deren grosse Achse radial gerichtet ist. Wenn nun Nägeli in diesen Bauelementen krystallinische Micellen, Schimper und ebenso A. Meyer kleine Kryställchen (Trichiten) sehen, so stehen die Auffassungen dieser Autoren desshalb noch nicht in einem unvereinbaren Widerspruch. Denn in allen Fällen werden winzige Krystallelemente angenommen und es steht nichts im Wege, wie es Schimper und Meyer thun, auch dann noch von Sphärokrystall zu reden, wenn die geringe Grösse der Kryställchen eine directe Wahrnehmung nicht erlaubt. Uebrigens können auch Micellen ansehnliche Grösse erreichen und schliesslich kann man jeden Krystall als ein Micell oder als einen Micellarverband ansprechen.

Ist auch die Quellungsgrösse nicht allein von Grösse und Form der Micellen

---

1) Nägeli, Botan. Mittheilungen 1862, Bd. I, p. 217; Schimper, Unters. über d. Proteinkrystalloide d. Pflanzen 1873. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 530. Ueber künstl. Darstellung u. s. w. vgl. Grübler, Ueber krystallinisch. Eiweiss d. Kürbissamens 1881, Drechsel, Journal f. prakt. Chemie 1879, Bd. 19, p. 331; Ritthausen, Journal f. prakt. Chemie 1882, Bd. 25, p. 130 u. d. dort citirte Literatur. — Vgl. auch Schimper, Bot. Ztg. 1883, p. 152.

2) Lit. Nägeli, die Stärkekörner 1858; Bot. Ztg. 1881, p. 632; Schimper, Bot. Ztg. 1881, p. 223; A. Meyer, Unters. über die Stärkekörner 1895, p. 116 u. s. w. Die übrige Lit. findet man bei Meyer citirt: — A. Meyer, Bot. Ztg. 1896, p. 330.

abhängig, so sind desshalb doch im höchsten Grade beachtenswerth die scharfsinnigen Argumentationen Nägeli's, welcher zunächst auf Grund der Wassereinlagerung und speciell auf Grund der stärkeren tangentialen Quellung zu dem Schlusse kam, dass die grösseren Achsen der krystallinischen Micellen in den Stärkekörnern radial angeordnet seien. Uebrigens dürfte es sich bei der Verkleisterung und der damit verknüpften Quellung[1] nicht allein um physikalische Zertrümmerung der Micellen, sondern um (hydrolytische?) Spaltung polymerer Molecüle handeln, die bekanntlich in der Gruppe der Kohlenhydrate eine bedeutungsvolle Rolle spielen. Imbibition und Quellung fordern aber natürlich nicht ein Wachsen durch Intussusception und da augenscheinlich die Stärkekörner normalerweise durch Apposition wachsen (Bd. 2), so haben diejenigen Discussionen Nägeli's, welche an das Wachsthum durch Intussusception anknüpfen, ihre Bedeutung verloren.

Zellhäute. — Erwiesen sich auch verschiedene Annahmen Nägeli's über Streifung u. s. w. als unrichtig, so haben doch zahlreiche Studien an Zellwänden nichts zu Tage gefördert, was mit der micellaren Structur unvereinbar wäre. Das gilt auch für die in Bezug auf die verschiedenen Achsenrichtungen ungleichen Werthe der Quellungscoefficienten, die sehr wohl eine Function ungleichachsiger Micellen sein können, aber nicht sein müssen, da solche Erfolge auch auf anderen Ursachen, wie auf der Art der Verkettung der aufbauenden Theile u. s. w. beruhen können. Es handelt sich hierbei übrigens nur um Probleme, wie sie auch die todten Zellwände und überhaupt todte Massen bieten. Es ist aber für uns nicht nöthig, auf die physikalische Behandlung dieser Fragen, sowie auf die Bedingungen und Ursachen einzugehen, die den Drehungen, Verdickungen, Verkürzungen, Sprengungen u. s. w. zu Grunde liegen, die sowohl bei normalem (hygroskopischem) Quellen, als auch bei abnorm gesteigerter Quellung (Ueberquellung Steinbrinck's) vielfach eintreten. Wenn man übrigens die Ursache dieser Erscheinungen in der Gestalt der Micellen sucht, so fordern die Erfahrungen, dass die eine Achse der Micellen senkrecht, die beiden anderen parallel zur Fläche der Zellwand und dabei häufig schiefwinkelig zur Längsachse der Zelle stehen[2].

Ebenso wollen wir nicht auf die Frage eingehen, ob die Partikel (die Dermatosomen Wiesner's), in welche die Zellhaut durch gewisse Behandlungen, durch das sog. Carbonisiren zerfällt, schon präformirt vorhanden sind und ob sie in diesem Falle Micellen oder Micellverbände vorstellen. Denn thatsächlich handelt es sich auch hierbei um Erscheinungen, die nicht nur der durch den Organismus erzeugten, sondern auch einer künstlich hergestellten Cellulosewand zukommen[3].

Optisches Verhalten. — Das Verhalten organisirter Gebilde im polarisirten Licht war theilweise schon länger bekannt, wurde aber erst von Nägeli kritisch gewürdigt und zu Schlussfolgerungen über die Molecularstructur verwandt. Mit Rücksicht auf diese dürften die verschiedenen optischen Eigenschaften auch in Physik und Chemie fernerhin vielfach Bedeutung gewinnen[4], doch können und

---

1) Vgl. A. Meyer, l. c. p. 129.

2) Bei Steinbrinck, Zur Theorie der Flächenquellung 1891 ist neben ausführlicher Behandlung des Gegenstandes auch die Lit. angegeben. Vgl. ausserdem Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 414; Schwendener, Sitzungsl. d. Berl. Akad. 1887, Bd. 34, p. 659.

3) Wiesner, Elementarstructur 1892; Pfeffer, Energetik 1892, p. 253; Correns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 635.

4) Vgl. z. B. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 460.

müssen wir uns hier mit einigen Andeutungen begnügen und übrigens auf die Literatur[1]) verweisen, in welcher auch die Erscheinungen und Ursachen der Doppelbrechung behandelt sind, die als bekannt vorausgesetzt werden.

Uebrigens ist der wasserdurchtränkte Protoplast, so weit bekannt isotrop und alle auf anisotrope Eigenschaften fussende Schlüsse beziehen sich auf Zellhäute, Stärkekörner, Krystalloide, also auf Producte des Protoplasten, welche auch als todte Massen ihre optischen Eigenthümlichkeiten bewahren.

Da aber die jugendlichsten Zellhäute nicht oder kaum doppelbrechend sind, so wird die Anisotropie erst durch die fernere Ausbildung und offenbar nicht immer durch dieselben Ursachen herbeigeführt. Speciell in der Cuticula wird nach den schönen Untersuchungen Ambronn's[2]) die Anisotropie durch Einlagerung von doppelbrechender Substanz erreicht und schwindet demgemäss, wenn diese wachsartigen Stoffe durch Wärme verflüssigt werden, um mit dem Erstarren wiederzukehren. Vielfach oder zumeist dürfte der optische Effect durch die Anisotropie der Micelle oder anderer näherer Bauelemente bedingt sein, jedoch ist damit nicht ausgeschlossen, dass in anderen Fällen die Doppelbrechung theilweise oder ganz durch Spannungsverhältnisse herbeigeführt wird.

Da sich die Doppelbrechung auch in kleinsten Fragmenten erhält, so kann, wie schon Nägeli hervorhob, in Zellhäuten und Stärkekörnern die Doppelbrechung nicht auf groben Spannungsverhältnissen beruhen. Uebereinstimmend hiermit wird in manchen Häuten selbst durch weitgehende mechanische Dehnungen der optische Effect nicht oder kaum alterirt, jedoch erfährt derselbe in anderen Fällen, nach späteren Erfahrungen[3]), durch solche Behandlung weitgehende Verschiebungen. Analog hat Steigerung der Quellung minimalen oder auch erheblichen Erfolg. Gewöhnlich nimmt mit der Quellungszunahme die Doppelbrechung etwas ab[4]), indess werden andere Körper, z. B. weiche Leimgallerte, erst mit dem Eintrocknen doppelbrechend.

Unter der Annahme, dass die einzelnen Bauelemente (Micellen) die Doppelbrechung bedingen, werden dieselben im Allgemeinen so orientirt sein, dass z. B. in einer cylindrischen Zelle die eine Achse des optischen Elasticitätsellipsoids senkrecht, die beiden anderen aber tangential gerichtet sind und dabei mit den Hauptachsen der Zelle entweder schiefe oder rechte Winkel bilden. Dabei pflegt die kleinste optische Achse mit der Richtung der stärksten Quellung zusammenzufallen[5]). Dieses, sowie die gleichsinnige Orientirung von optischen Achsen und sichtbaren Streifungen berechtigen zu der Vermuthung, dass alle diese Erscheinungen durch dieselbe specifische innere Structur bedingt sind.

Anderweitige Eigenschaften. — Im allgemeinen ist zu erwarten, dass alle physikalischen Eigenschaften nach den räumlichen Richtungen einen Unterschied

1) Ambronn, Anleitung z. Benutzung d. Polarisationsmikroskops 1892; Nägeli, und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 299; Schwendener, Sitzungsb. der Berlin. Akad. 1887, p. 659; 1889, p. 233; 1890, p. 1134; Ebner, Unters. über Ursachen d. Anisotropie 1882 u. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1885, Bd. 91, Abth. 2, p. 35; Correns in Beiträgen zur Morphologie etc. von Zimmermann 1893, Bd. I, p. 302. — Nägeli's Arbeiten finden sich in Botan. Mittheilungen Bd. I, 1862, p. 183 ff. u. Beiträgen z. wiss. Botan. 1863, Heft 3, p. 1. — In obigen Arbeiten ist auch die Lit., somit auch diejenige zu finden, die alle Doppelbrechungen aus Spannungen zu erklären sucht.

2) Ambronn, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1888, p. 226.

3) Zimmermann, Bericht d. botan. Gesellsch. 1884, p. XXXV; Schwendener, l. c. 1887, p. 687 u. 1889; Ebner, l. c.

4) Schwendener, l. c. 1887, p. 695.

5) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 356 u. die übrige oben citirte Lit.

bieten, sobald ein solcher für eine Eigenschaft besteht und soweit die vorliegenden Erfahrungen ein Urtheil gestatten, findet diese Voraussetzung Bestätigung. Doch wurden bisher Elasticität, Festigkeit, Fortpflanzung von Wärme, Elektricität, Schall[1]) u. s. w. in organisirten Körpern in Hinsicht auf die Molecularstructur nicht kritisch untersucht und verwendet, und so darf ein Eingehen auf diese Eigenschaften hier unterbleiben, da das, was über sie bekannt ist, im 2. Bande in den Kapiteln Erwähnung findet, die über Elasticitätsverhältnisse, Gewebespannung, Wärme, Licht und Elektricität zu handeln haben. Sehr lehrreich in Bezug auf den genetischen Zusammenhang der Eigenschaften sind Untersuchungen Ambronn's[2]), die ergaben, dass Gelatineplättchen, wenn ihnen durch Spannungen während des Trocknens Anisotropie aufgedrängt ist, nunmehr sich im magnetischen und elektrischen Felde ähnlich orientirten, wie anisotrope Krystalle.

§ 14. Veränderungen der Quellung und der Molecularstructur.

Im Lebensgetriebe treten uns überall die Erfolge des Bildens, Zerstörens und Veränderns evident entgegen und im Dienste des Lebens werden auch die Eigenschaften und Bauverhältnisse des ganzen Protoplasten, sowie seiner Organe und seiner Producte mehr oder minder modificirt. Es genüge hier an die für die Wassereinlagerung und für die Oekonomie der Pflanze bedeutungsvolle Verkorkung, Cuticularisirung und Verholzung von Zellwänden zu erinnern, sowie ferner an die Lösung von Stärkekörnern und Zellhäuten, die zur gänzlichen Aufhebung der bisherigen Organisation führt. Uebrigens kann ein solcher Erfolg z. B. auch durch chemische Eingriffe erzielt werden, und der Tod und damit eine Structuränderung des Protoplasmas ist bekanntlich durch verschiedenartige äussere Eingriffe leicht herbeiführbar.

Mit dem Tode des Protoplasten muss aber nicht nothwendig in den organisirten Producten die Molecularstructur modificirt werden und in der That wird dieselbe z. B. in den Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden conservirt. Wenigstens scheinen Quellung oder optisches Verhalten gleich zu bleiben, und gewisse Veränderungen der Eigenschaften[3]) werden vielleicht allein durch Infiltrationen mit Bestandtheilen des Zellinhalts herbeigeführt. Doch ist es immerhin möglich, dass die Zellwände (abgesehen von dem Absterben der durchziehenden Plasmaverbindungen) mit dem Tode der Zelle gewisse Veränderungen erfahren, die sich bis dahin der Beobachtung entzogen. Natürlich bleiben hier die Erfolge ausser Acht, die durch Lösungsmittel, chemische Reagentien u. s. w. herbeigeführt werden, und schon kochendes Wasser vermag nicht nur die Stärkemasse dauernd zu verändern, sondern auch aus manchen Zellhäuten constituirende Substanzen zu entfernen[4]). Uebrigens können auch durch Spannungen mecha-

1) Ueber Leitung d. Schalles, vgl. Savart, Annales d. Chimie et d. Physique 1829, Bd. 40, p. 113 u. die Handbücher d. Physik.

2) Ambronn, Berichte d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1891, p. 394.

3) Dahin zählen u. a. Färbungen u. Farbstoffspeicherungen. Vgl. z. B. Nägeli, Bot. Ztg. 1881, p. 649.

4) Bekannt ist das für Cetraria islandica, viele Meeresalgen u. s. w. Durch solche Wirkungen erklären sich wohl auch die Veränderungen, die Jonas Cohn (Jahrbuch f. wissensch. Bot. 1892, Bd. 24, p. 160) bei Abkochen von Collenchymzellen beobachtete.

nische Zerreissungen herbeigeführt werden, wofür die Risse in getrockneten Stärkekörnern, das Zersprengen der äusseren Schichten an den in verdünnter Schwefelsäure quellenden Bastzellen u. s. w. Belege liefern.

Durch äussere Eingriffe, die keine bleibende Schädigung zur Folge haben, werden höchstens vorübergehende und rückgängig zu machende Veränderungen in der Molecularstructur verursacht. Die hierfür zulässigen Grenzen sind in allen Fällen und so auch in Bezug auf das Protoplasma, die Zellhaut u. s. w. specifisch verschieden. Das gilt ebenso in Hinsicht auf den Wassergehalt. Denn während Flechten, Moose, trockene Samen die für ihre Lebensweise nothwendige Eigenschaft besitzen, nach völligem Austrocknen bei Zufuhr von Wasser wieder aufzuleben, gehen andere Pflanzen schon lange vor dem Austrocknen zu Grunde.

Für die zureichende lebendige Thätigkeit ist aber ein genügender Wassergehalt eine unerlässliche Bedingung und mit dem Wassergehalt werden bekanntlich auch die Eigenschaften der quellenden Körper erheblich modificirt. Denn während die wasserdurchtränkten Zellwände geschmeidig sind, werden sie, wie auch das flüssige Protoplasma, mit dem Austrocknen spröde und brüchig. Zugleich erfahren alle anderen physikalischen Eigenschaften, wie Dehnbarkeit, Elasticität, Festigkeit, Leitungsfähigkeit für Wärme, Elektricität u. s. w. eine mehr oder minder auffällige Verschiebung, und zwar um so mehr, je weiter der Wasserverlust fortschreitet.

Die Aufnahme von Wasser und das Auseinanderdrängen der Micellen ermöglichen also einen grösseren Spielraum für die gegenseitige Verschiebung der Micellen und so kommt es, dass die Zellwand einer Caulerpa oder das Thallom eines Fucus, die im trockenen Zustand leicht zerbrechen, schon nach Aufnahme von etwas Wasser ansehnlich gebogen, nach weiterem Quellen aber sogar zu einer Spirale aufgewickelt werden können. Da bei solchem Biegen kein Wasser aus der Membran tritt, so muss dieses in der Membran eine gewisse Verschiebung erleiden, d. h. es wird im allgemeinen eine kleine Menge des Imbibitionswassers von der concaven zu der convexen Seite überwandern. Während bei mässiger Quellung einer trockenen Membran z. B. die Zug- und Biegungsfestigkeit unter Umständen zunimmt, ist andererseits einleuchtend, dass mit sehr weit gehender Quellung, z. B. in gallertartigen Häuten, eine Depression der genannten Eigenschaften eintritt.

Die jeweiligen Bedingungen sind in mannigfacher Hinsicht und so auch für die Resistenz gegen andere Eingriffe von Bedeutung. So ertragen trockene Samen ohne Nachtheil ein Erwärmen auf 100° C., während im gequollenen Zustand ein Erwärmen auf 70° C. sicher den Tod herbeiführt und ebenso müssen Stärkekörner oder Eiweisskörper im getrockneten Zustand sehr viel höher erhitzt werden, als im imbibirten Zustand, um eine Zerstörung der Molecularstructur herbeizuführen. Die volle Berücksichtigung aller dieser und anderer Verhältnisse ist bedeutungsvoll für die Beurtheilung der in der lebenden Pflanze sich abspielenden Vorgänge und Reactionen und auch für Rückschlüsse auf die Molecularstructur der organisirten Körper.

Kapitel IV.

Die Mechanik des Stoffaustausches.

§ 15. Ueberblick.

Jede Pflanze und jede Zelle muss nothwendig zur Deckung ihrer Bedürfnisse ausser Wasser andere Stoffe in sich aufnehmen und ebenso müssen unvermeidlich gewisse Producte des Stoffwechsels, wie Kohlensäure oder auch andere Stoffe nach aussen abgegeben werden. Die Aufnahme und Ausgabe beschränkt sich aber nicht auf die für den Organismus absolut nothwendigen Materialien, vielmehr bemächtigt sich die Pflanze vielfach solcher Körper, welche sie ohne Nachtheil entbehren kann. Doch werden erst fernere Kapitel von der Bedeutung und der Verarbeitung der Nährstoffe zu handeln haben, während wir hier im allgemeinen die Mittel und Wege, sowie die Bedingungen und Ursachen des Stoffaustausches und der Stoffanhäufung besprechen wollen.

Betrachten wir zunächst eine einzelne Zelle, so ist klar, dass in das Innere dieser nur solche Flüssigkeiten und gelöste Körper gelangen, die Zellhaut und Protoplast imbibiren und desshalb diosmotisch durchwandern. Viele Körper gelangen aber nur bis an das Protoplasma, weil die wasserdurchtränkte Zellhaut im allgemeinen weit durchlässiger ist, als die Hautschicht des Protoplasmas (Plasmahaut), die viele Stoffe nicht eindringen lässt, welche durch die Zellhaut leicht diosmiren. So ist unter anderem bekannt, dass in den lebenden Protoplasten die im Zellsaft gelösten Farbstoffe zurückgehalten werden, die nach der Tödtung des Protoplasten leicht durch die Zellhaut in das umgebende Wasser diosmiren. Dem entsprechend dringt bei Plasmolyse mit gefärbter Flüssigkeit der Farbstoff und die Salzlösung nur durch die Zellhaut in den zwischen dieser und dem Protoplasma gebildeten Raum.

Demgemäss kann ein die Zellhaut imbibirender Körper seinen Weg in das Innere eines Gewebekörpers finden, ohne in einen Protoplasten einzudringen, und vielleicht kommt es zu solcher Aufnahme erst in der Krone eines Baumes, nachdem der Weg von der aufnehmenden Wurzel bis dahin in den Wandungen oder in todten Elementarorganen zurückgelegt worden ist. In der That lassen sich Indigocarmin oder Anilinblau, wenn diese der Wurzel oder der Schnittfläche des Stengels dargeboten werden, durch die ganze Pflanze verfolgen, obgleich der Protoplast von diesen Stoffen nichts aufnimmt. Jedoch eilen in todten Elementen mit dem Wasserstrom in der Pflanze vielfach bis in ferne Organe auch solche Nährstoffe, die dazu bestimmt sind, an geeigneter Stelle in einen Protoplasten einzudringen. Ueberhaupt muss dann, wenn der Weg offen steht, nicht jedes Molecül eines Stoffes in den Protoplasten gelangen und so mögen gelegentlich einer Binnenzelle Stofftheilchen innerhalb der Zellwandungen zugeführt werden. Dem Wesen der Sache nach bezieht ja der Protoplast einer inneren Gewebezelle die aufzunehmenden Stoffe aus seiner nächsten Umgebung,

also aus der Imbibitionsflüssigkeit der Wandung, in analoger Weise wie der Protoplast einer frei in Wasser schwimmenden Zelle. Auch bedarf es keiner besonderen Erörterungen, dass in diesen, wie in anderen Fällen, die gleichen Gesichtspunkte für einen aus der Zelle austretenden Körper gelten, mag dieser nun die Pflanze verlassen oder zu einer näher oder ferner gelegenen Zelle hinwandern.

Während dann, wenn an der Oberfläche des Pflanzenkörpers die Zellen lückenlos zusammenschliessen, ein Stoff sogleich in die Zellwand imbibirt werden muss, um in das Innere des Körpers zu gelangen, ist dagegen ein Eindringen in das Innere ohne Durchdringen einer Zellwand möglich, wenn Spaltöffnungen, Lenticellen oder andere capillare Oeffnungen Ein- und Ausführungsgänge bilden. In der That haben Spaltöffnungen, sowie die Lenticellen, die bekanntlich bei höheren Pflanzen verbreitet sind, eine hohe Bedeutung für den Austausch von Gasen und Wasserdampf und bei zahlreichen Pflanzen vermitteln Wasserspalten den Austritt von Flüssigkeit an bestimmten Stellen. In den communicirenden Intercellularen kann dann z. B. ein Gastheilchen einer fern gelegenen Zelle zugeführt werden, ohne bis dahin in eine Zellhaut und in das Innere einer Zelle eindringen zu müssen. Wie aber das Durchlüftungssystem der Zufuhr und Abfuhr von Gasen dienstbar ist, so vermitteln andere Gewebesysteme und in diesen communicirende oder doch langgestreckte lebende oder todte Elementarorgane vielfach den genügend schnellen Transport von Wasser und gelösten Stoffen auf weite Strecken und zu fernen Orten. Wie wichtig und unerlässlich aber auch diese Verhältnisse sind, um eine genügend schnelle Zufuhr und, überhaupt um eine den Bedürfnissen entsprechende Ausgiebigkeit des Verkehrs und Austausches zu ermöglichen, so dienen diese Einrichtungen doch nur dazu, die Stoffe den Zellen und damit denjenigen Orten zuzuführen, an denen sie ausgenutzt werden und zur Wirkung kommen. In den höchsten wie in den einfachsten Pflanzen handelt es sich also stets um den Stoffaustausch der einzelnen lebenden Zellen und der Stoffaustausch einer Zelle, die in den einzelligen Organismen ohnehin isolirt lebt, ist das fundamentale Problem, mit dem wir uns zunächst zu beschäftigen haben. In diesem Probleme liegen in der That alle die Schwierigkeiten, die uns stets bei dem Streben nach Erforschung des lebendigen Getriebes entgegentreten.

In das Innere gelangen flüssige und gelöste Körper nur auf diosmotischem Wege und auch dann, wenn eine Zellhaut fehlt, bedarf es der diosmotischen Durchwanderung der äusseren Plasmahaut (Hautschicht), um einen gelösten Körper in das Protoplasma, einer weiteren Durchwanderung der inneren Hautschicht (Vacuolenhaut), um denselben in die Vacuolenflüssigkeit zu führen. Allerdings sind die Gymnoplasten auch zur Aufnahme fester und ungelöster Körper befähigt und es ist an den Plasmodien von Myxomyceten leicht zu beobachten, dass Gesteinsfragmente, Sporen, Oeltröpfchen u. s. w. in das Protoplasma aufgenommen und auch wieder ausgestossen werden (§ 19). Die geringe Consistenz des Protoplasmas und die Eigenschaft dieses, eine Wunde sogleich zu schliessen, ermöglichen einen solchen Austausch, der sich auch zwischen Protoplasma und Zellsaft abspielt, indem Krystalle, Oeltröpfchen und andere Einschlüsse ihren Weg aus dem Zellsaft in das Protoplasma oder in umgekehrter Richtung finden.

Aber auch in den mit Zellhaut rings umgebenen Protoplasten gelangen

z. B. geformte Körper, wenn Pilze oder andere niedere Organismen sich einbohren. Dagegen handelt es sich natürlich nur um die gewöhnliche Aufnahmeweise gelöster Stoffe, wenn durch ausgeschiedene Säuren oder Enzyme, überhaupt durch die vom Organismus ausgehenden Wirkungen Körper in diosmirende Form gebracht und hierdurch aufnahmefähig werden. Solche Wirkungen werden unter anderem durch die Ausscheidung von Säuren durch Wurzelorgane höherer und niederer Pflanzen, durch die Ausscheidung von Enzymen durch den Embryo und vielfach durch parasitische oder saprophytische Pflanzen ausgeübt. Ferner beeinflussen sich zweifellos in analoger und in mannigfacher Weise die Zellen eines Gewebes, denen ausserdem durch die feinen Plasmaverbindungen weitere Einrichtungen für die Beeinflussung und für den Verkehr offen stehen.

Da jede lebensthätige Zelle mit Wasser imbibirt ist und die das Austrocknen vertragenden Objecte, wie Samen, Moose, Flechten u. a., erst nach Versorgung mit Wasser wiederum in den thätigen Zustand übergehen, so hat das Eindringen von Gasen in trockene organisirte Körper für uns nur eine untergeordnete Bedeutung. Denn im Inneren lebensthätiger Pflanzentheile sind selbst die Wandungen abgestorbener Zellen mehr oder minder mit Wasser imbibirt, und nur die peripherisch gelegenen todten Gewebemassen kommen auch im ausgetrockneten Zustand in Betracht. Da aber die Gase durch eine imbibirte Wand wie durch eine Seifenblase im allgemeinen in gelöster Form, also diosmotisch wandern, so gelten für solchen Austausch dieselben Principien, wie für alle gelösten Stoffe. Uebrigens wird bei der speciellen Behandlung des Gasaustausches (§ 30) auch die Bewegung von Gasen durch trockene organisirte Körper berücksichtigt werden.

Die diosmotischen Eigenschaften von Zellwandungen, Protoplasten u. s. w. sind specifisch verschieden, verkorkte und cuticularisirte Zellhäute lassen z. B. Wasser vielfach nur schwierig oder kaum passiren. Diese Eigenschaft erlangen die fraglichen Zellwände namentlich durch mehr oder weniger vollständige Imbibition mit fettartigen, wachsartigen und harzartigen Stoffen, und ein Papier, das ganz oder theilweise mit Fett oder Wachs durchtränkt ist, kann im allgemeinen die diosmotischen Eigenschaften von Kork und Cuticula versinnlichen. Gilt ein in solcher Weise völlig durchtränktes Papier in der Praxis als impermeabel für Wasser, so werden doch Gase und auch andere Körper passiren, die in dem imbibirenden Oele löslich sind. Auch eine dünne Lamelle aus Kautschuk kann demonstriren, dass trotz der Undurchdringlichkeit für Wasser Kohlensäure und andere Gase in immerhin erheblicher Menge durch diese Membran ihren Weg finden. Sind Kork und Cuticula für Wasser nur relativ, theilweise freilich recht schwer permeabel, so ist doch diese Eigenschaft sehr bedeutungsvoll für oberirdische Pflanzentheile, die im allgemeinen von cuticularisirten oder verkorkten Wänden umhüllt sind und in dieser Weise vor allzu grossem Wasserverlust geschützt werden, während Aufnahme und Ausgabe von Gasen zwar erschwert, aber vielfach doch noch ausreichend ist, um einen den Verhältnissen entsprechenden Bedarf zu decken. Indess findet man die Zellen mit allseitig verkorkten und sehr schwer durchlässigen Wandungen durchgehends abgestorben, offenbar, weil solche Wandungen einen für die Lebensthätigkeit des Protoplasten zureichenden Austausch nicht zu unterhalten vermögen.

Je nach der specifischen Qualität der Zellhaut werden gelöste Körper nicht

immer und nicht an allen Stellen gleich leicht bis zum Protoplasten dringen. Doch pflegen die Körper, welche durch die Hautschicht des Protoplasten diosmiren, allgemein die mit Wasser imbibirten Zellhäute und zumeist, wenn auch zum Theil sehr langsam, die verkorkten und cuticularisirten Wandungen zu durchwandern. Demgemäss vermögen, wie schon bemerkt wurde, viele Körper, welche leicht durch wasserdurchtränkte Zellwände diosmiren, nicht durch die Plasmahaut zu wandern. Doch werden offenbar in diesem selbst lebendigen und im Dienste und in Abhängigkeit von dem lebendigen Protoplasten arbeitenden Organe die Eigenschaften vielfach und oft in regulatorischer Weise modificirt, so dass ein Stoff zeitweilig aufgenommen wird, der unter anderen Umständen nicht in den Protoplasten gelangt. Dabei spielen wahrscheinlich zur Erreichung dieser Ziele und Zwecke besondere Operationen mit, die u. a. durch die Beweglichkeit und den Platzwechsel u. s. w. der aufbauenden Theile in der Hautschicht ermöglicht werden. Uebrigens handelt es sich bei Verkorkung u. s. w. ebenfalls um Veränderungen, die durch lebendige Protoplasten zu Nutz und Frommen des Organismus ausgeführt und vollbracht werden.

Die Qualität der Hautschicht, resp. der Zellhaut entscheidet aber nur darüber, ob ein Körper überhaupt seinen Weg in das Innere der Zelle, resp. der Pflanze findet. Trifft dieses zu, so wird jedenfalls so lange aufgenommen, bis der den Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtszustand innerhalb und ausserhalb der Zelle erreicht ist. Durch eine dauernde Störung dieses Gleichgewichts wird demgemäss erzielt, dass eine Pflanze aus sehr verdünnten Lösungen allmählich sehr grosse Mengen eines Stoffes und ferner von dem einen Körper viel, von einem andern aber nahezu nichts aufnimmt. Solche Störungen des Gleichgewichts werden aber immer bewirkt, wenn ein Energiepotential unterhalten wird, indem der in die Pflanze eingetretene Stoff irgend eine leichtere oder tiefere Umwandlung erfährt, gleichviel ob dabei lösliche oder unlösliche Verbindungen oder Producte entstehen. Demgemäss wird das Wahlvermögen, d. h. die Stoffaufnahme und ebenso die Stoffausgabe in quantitativer Hinsicht durch Umsetzungen und Umwandlungen — diese im weitesten Sinne genommen — also wiederum durch die vitale Thätigkeit bestimmt und regulirt. Jeder in der Zelle angehäufte Körper muss desshalb in das Innere seinen Weg in etwas anderer Form genommen haben, als er in der Zelle gefunden wird. Vielfach ist solches direct nachzuweisen und bis dahin fordert keine Thatsache eine andere Erklärung, obgleich es wohl möglich ist, dass auch eine Anhäufung durch active Beförderungsthätigkeit des Protoplasmas, also ohne Umsatz erreicht wird.

Durch die osmotische Leistung der in der Zelle gelösten Stoffe wird der Protoplast gegen die als Widerlage dienende Zellwand getrieben, die entsprechend gedehnt und gespannt wird. Für die hautumkleideten Zellen ist die Herstellung und die regulatorische Erhaltung dieses Turgorzustandes eine nothwendige Bedingung. Zumeist erreicht in diesen Zellen der osmotische Druck den Werth von einigen oder vielen Atmosphären, während der osmotische Druck in Gymnoplasten nur gering ist und sein kann. Weil es sich aber im Allgemeinen um nicht diosmirende Stoffe handelt, reicht schon eine verdünnte Lösung von krystalloiden Körpern aus, um so hohe osmotische Leistungen zu erzielen. Diese werden natürlich durch Eintragen in eine isosmotische Salzlösung äquilibrirt

und durch eine wirksamere Salzlösung wird bekanntlich die Plasmolyse, d. h. eine Contraction des Protoplasten, erzeugt, die so weit geht, bis wiederum der isosmotische Zustand hergestellt ist.

§ 16. Die diosmotischen Eigenschaften der Zelle.

Im Anschluss an die orientirenden Betrachtungen (§ 15) soll nun näher der osmotische Stoffaustausch einer turgescenten Zelle in das Auge gefasst werden, deren Zellwand für Wasser leicht permeabel ist. Damit wird zugleich die diosmotische Eigenschaft des Protoplasten und eines Gymnoplasten charakterisirt, während die Bedeutung einer anderen Beschaffenheit der Zellwand in § 21 Berücksichtigung findet.

Ein Wassertheilchen oder ein gelöster Stoff muss jedenfalls, um in den Zellsaft (s. Fig. 4) zu gelangen, durch die Zellhaut (*z*) und die anliegende Hautschicht (p^1) diosmiren, und endlich durch die Vacuolenhaut (p^2), die das Protoplasma gegen den Zellsaft abgrenzt, in den letzteren seinen Weg nehmen. Soll ein im Zellsaft gelöster Körper entfernt werden, so ist der eben gezeichnete Weg in umgekehrter Richtung zu durchlaufen und wenn im Zellsaft eine abgegrenzte Vacuole vorliegt, so muss der diosmirende Körper ein weiteres Häutchen durchwandern[1]).

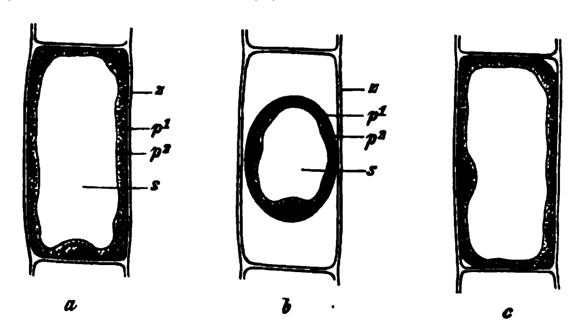


Fig. 4. Zellen aus der Keimwurzel von Zea Mays. ($^{375}/_1$.) *a* in Wasser; *b* nach Plasmolyse in 5 Proc. Kalisalpeter; *c* in 2,3 Proc. Salpeter

Diese allgemeinen Beziehungen bestehen jedenfalls zu Rechte, gleichviel ob die diosmotischen Eigenschaften der Grenzschichten und der übrigen Masse des Protoplasten verschiedenartig oder übereinstimmend sind. Freilich ist nicht zu bezweifeln, dass das erstere zutrifft, wie in § 18 gezeigt wird, in dem neben den genetischen Beziehungen zum Protoplasma dargelegt ist, dass und warum diese Grenzschichten, welche als Organe des Protoplasten functioniren, überall an den freien Aussenflächen entstehen und sich in allem Wechsel der Gestaltung continuirlich erhalten. Diese physiologisch bedeutungsvollen Grenzschichten sollen allgemein Plasmahaut oder Plasmamembran genannt werden, während mit Berücksichtigung und zur Kennzeichnung der Lage die peripherische Plasmahaut als Hautschicht oder Hyaloplasmahäutchen, die Grenzschicht gegen die Vacuolen als Vacuolenhaut oder Vacuolenwand bezeichnet werden soll[2]).

Unter allen Umständen ist die Grenzschicht für Aufnahme oder Nichtauf-

---

1) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 118; Osmotische Unters. 1877 p. 135.

2) Vgl. Pfeffer, zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 188.

nahme maassgebend, denn die directe Beobachtung lehrt, dass die nicht diosmirenden Farbstoffe schon in die Hautschicht oder Vacuolenhaut nicht eindringen, während für jeden Stoff, der diese passirt, eine schnelle Ausbreitung durch das übrige Protoplasma und bis in den Zellsaft, bezw. bis in die umgebende Flüssigkeit erfolgt.

Allerdings ist der Protoplast keine homogene Masse, aber die erwähnten Thatsachen und Annahmen sind mit den verschiedenartigsten Structuren vereinbar. Es kann desshalb die ohnehin kritische Frage hier unerörtert bleiben, ob im gegebenen Falle der diosmirende Körper in bestimmte Bauelemente des Protoplasten nicht eintritt und ob z. B. Zellkern, Chromatophoren u. s. w. dauernd oder zeitweise mit einer Grenzschicht von besonderer diosmotischer Qualität umkleidet sind (vgl. § 18). Denn in principieller Hinsicht wird nichts verschoben, wenn z. B. nach dem Einfüllen von Glasperlen zwischen zwei Membranen nunmehr nur capillare, mit Wasser erfüllte Räume zur Verfügung stehen oder wenn ein gelöster Stoff, um von der einen zu der anderen Membran zu gelangen, sich durch Leimgallerte bewegen muss. In letzterer und ebenso im Protoplasma liegt wahrscheinlich ein wasserdurchtränktes schwammartiges Gerüste vor (§ 12, 13), in welchem sich gelöste Körper (wenigstens Krystalloide) durch Diffusion gleich schnell verbreiten wie in ruhendem Wasser[1]). Falls also derartige oder anschliessende Structurverhältnisse geboten sind, ist eine schnelle Durchwanderung des Protoplasmas um so mehr gesichert, als es sich nur um kurze Wegstrecken handelt und da zumeist durch Bewegungen für Beschleunigung gesorgt ist.

Da durch die Plasmahaut Wasser sehr leicht passirt, während selbst viele Krystalloide nicht hindurchwandern, so müssen unter allen Umständen die Bausteine (Micellen) sehr dicht gelagert sein. Dieser Schluss ist unbedingt zwingend, gleichviel aus welcher Substanz und wie im näheren die Plasmahaut aufgebaut ist, die übrigens, wie der ganze Protoplast, sich wie eine zähflüssige Masse verhält und eben desshalb befähigt ist, selbst bei sehr ansehnlichen Formveränderungen die Continuität zu erhalten. Für das Wesen der Diosmose, d. h. für die Diffusion durch eine trennende Schicht[2]), ist es ohne Belang, ob es sich um das Durchwandern einer festen oder flüssigen Lamelle handelt. Denn auch dann, wenn die Löslichkeit in der Substanz der festen Scheidewand die Diosmose ermöglicht (vgl. § 12), ist damit die nothwendige Voraussetzung der Imbibition erfüllt.

Die Zelle ist also vergleichbar einem aus ineinander geschachtelten Häuten gebildeten osmotischen Systeme, in welchem die Zellhaut dem Protoplasten als Widerlage dient. Dadurch ist ermöglicht, dass die im Zellsaft und im Protoplasma gelösten Stoffe mächtige osmotische Druckkräfte entwickeln, die einen so wenig widerstandsfähigen Körper, wie es der Protoplast ist, andernfalls unvermeidlich zersprengen würden.

In diesem Systeme diosmiren alle Krystalloide ähnlich wie durch eine Thierblase, also leicht durch die Zellhaut, während die Plasmahaut sehr vielen dieser Stoffe

1) Voigtländer, Zeitschr. f. physik. Chemie 1889, Bd. 3, p. 316. Die ersten Versuche stellte Graham 1862 an. Weitere Lit. bei Voigtländer, ferner Ostwald, Allgemeine Chemie 1891, II. Aufl., Bd. V, p. 687.

2) Vgl. z. B. Winkelmann, Handbuch d. Physik 1891, Bd. I, p. 618.

keinen Durchtritt gestattet und somit deren Eindringen in das Protoplasma verhindert. Diese grössere Durchlässigkeit der Zellhaut ergiebt sich schon daraus, dass die in der lebenden Zelle gelösten Stoffe erst mit dem Tode in das umgebende Wasser diosmiren, dass also Wasser z. B. durch Kirschen oder rothe Rüben erst dann gefärbt wird, wenn durch Erhitzen der Tod herbeigeführt ist. Eine solche Durchlässigkeit kommt indess der Zellhaut auch in der lebendigen Zelle zu, wie sich durch Plasmolyse mit Zucker- oder Salpeterlösung erweisen lässt, die durch Indigocarmin, Anilinblau, Kirschsaft u. s. w. gefärbt ist. Denn der Farbstoff tritt nunmehr in den zwischen Zellhaut und Protoplast geschaffenen Raum (Fig. 4, p. 77). Durch die Contraction wird zugleich die Permeabilität der Zellwand für den plasmolysirenden Körper dargethan, und falls der Protoplast fernerhin nicht wieder an Volumen zunimmt, so folgt weiter, dass nennenswerthe Mengen des wirkenden Salzes durch die Plasmahaut nicht diosmiren. Denn ein solches Eindringen in den Zellsaft oder in das Protoplasma würde eine Vermehrung osmotisch wirkender Substanz im Innern der Plasmahaut und damit eine Volumzunahme des Protoplasten, endlich eine Aufhebung der Plasmolyse zur Folge haben.

Im allgemeinen ist anzunehmen, dass Stoffe, die durch die Plasmahaut diosmiren, auch die mit Wasser imbibirte Zellwand durchwandern. Demgemäss wird die Plasmahaut häufig ein weiteres Vordringen in die Zelle unmöglich machen, während die Zellhaut nicht verhindert, dass ein aus dem Protoplasma austretender Stoff sich in das umgebende Wasser verbreitet. Die der Zellwand angeschmiegte Hautschicht entscheidet also nicht allein darüber, ob ein Körper in das Innere der Zelle gelangt, sondern durch die Plasmahäute gewinnt ausserdem die Zelle die überaus wichtige Eigenschaft, gelöste Stoffe zurückzuhalten und zu conserviren, die andernfalls das umgebende Wasser entführen würde.

Indess werden thatsächlich, wie sich unmittelbar aus der Ernährungsthätigkeit ergiebt, zahlreiche Stoffe in den Protoplasten aufgenommen, sowie viele Stoffwechselproducte ausgeschieden und zur vollen Deckung des Bedürfnisses müssen mit der Zeit sogar aus sehr verdünnten Lösungen sehr erhebliche Stoffmengen in das Innere der Zelle wandern. Bei solchem unsichtbaren Walten und Schaffen ist zwar eine Controle der Erfolge, aber kein unmittelbarer Verfolg der Aufnahme erreichbar, der aber dann möglich ist, wenn der Weg oder das Ziel durch eine Färbung, Fällung, überhaupt durch eine sichtbare Reaction markirt wird.

Besonders instructiv sind gewisse Anilinfarben, die aus sehr verdünnter Lösung in kurzer Zeit in sehr grosser Menge und ohne Schädigung des Protoplasten gespeichert werden. Zudem handelt es sich hierbei um Stoffe, die der Pflanze normaler Weise nicht begegnen, die auch nicht von der Pflanze verarbeitet werden und nachweislich jederzeit ohne Mithilfe vitaler Actionen ihren Weg bis in den Zellsaft finden. Ferner werden nicht alle Farbstoffe und nicht alle Verbindungen eines Farbstoffes aufgenommen[1]).

Unter Hinweis auf § 22 sei hier bemerkt, dass z. B. durch Methylenblau im Zellsaft theilweise eine farbige Lösung (Wurzel von Lemna minor, Wurzelhaare von Trianea bogotensis), theilweise ein blauer Niederschlag (Spirogyra, Wurzel von

1) Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. II, p. 179.

von Azolla) hervorgerufen wird. Dabei beginnt bei Anwendung einer Lösung, die nur 0,001—0,0005 Proc. des Farbstoffs enthält, die Reaction schon nach einigen Minuten, um weiterhin ziemlich schnell zu ansehnlicher Anhäufung des Farbstoffs im Zellsaft zu führen. Obgleich kleine Mengen des passirenden Methylenblaus im Protoplasma vorhanden sind, erscheint dieses ungefärbt, während Methylviolett und Cyanin in dem Protoplasma der Wurzelhaare von Trianea genügend gespeichert werden, um bei der oben angegebenen Verdünnung eine violette Färbung hervorzurufen[1]. In diesem Falle wird also der Durchgang des Farbstoffs durch das Protoplasma direct sichtbar, und wenn man sogleich nach Beginn der Reaction das Versuchsobject in Wasser überträgt, so kann man beobachten, dass der Farbstoff allmählich aus dem Protoplasma schwindet und sich im Zellsaft ansammelt.

Zwar dringen die genannten Farbstoffe in alle Zellen ein, indess bedarf es zu einer wahrnehmbaren Färbung einer gewissen Speicherung, zu der nicht alle Zellen befähigt sind. Da aber die Anhäufung durch die Entstehung von Verbindungen erzielt wird, welche die Zellen nicht verlassen können, so werden wir damit auf Verbindungen dieser Stoffe hingewiesen, die unfähig sind, durch die Plasmahaut zu diosmiren. Die Natur der Verbindung, die in gelöster Form in dem Zellsaft von Lemna, Trianea, Elodea u. s. w. gespeichert wird, ist freilich noch unbekannt. Für das gerbsaure Methylenblau aber, das sich in dem Zellsaft (Spirogyra, Azolla) ausscheidet, lässt sich, wenn es gelöst dargeboten wird, direct erweisen, dass es unfähig ist, durch die Plasmahaut zu diosmiren. Uebrigens ist die diosmotische Ungleichwerthigkeit der verschiedenen löslichen Verbindungen eines Stoffes auch durch die Erfahrung für künstliche Niederschlagsmembranen bekannt[2]) und unter den Anilinfarben konnte z. B. für Anilinblau und Nigrosin (Handelswaare) eine Aufnahme in einen Protoplasten selbst dann nicht constatirt werden, als eine concentrirtere Lösung dargeboten war.

Wie aber die Färbung nicht die in der Zelle formirte Verbindung des Farbstoffs verräth, so ist auch dem mit der Tödtung der Zelle verknüpften Nachweis eines reducirenden Zuckers oder der Salpetersäure nicht zu entnehmen, ob in einer und in welcher Verbindung sich diese Stoffe in der lebenden Zelle befanden. Desshalb kann aus solchen Erfahrungen durchaus nicht gefolgert werden, dass Glykose oder Salpeter nicht diosmiren oder, falls sich eine Aufnahme derselben constatiren lässt, dass der Protoplast diesen Körpern nur endosmotische Bewegung gestattet. Falls aber die Imbibition in die Plasmahaut, wie nicht selten, durch extracellulare Spaltungen und Umsetzungen ermöglicht wird, ist natürlich die Diosmose nur für diese Producte, nicht aber für den dargebotenen Körper erwiesen.

Da aber derartige vorbereitende Spaltungen nicht leicht zu controliren sind, vielleicht auch erst im Contact mit der Plasmahaut eintreten, so wird im allgemeinen der diosmirende Stoff besser durch die in das umgebende Wasser

---

1) Näheres Pfeffer, l. c. p. 247. — Ueber Färbung des lebenden Zellkernes siehe Campbell Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1888, Bd. II, p. 569; Lauterborn, Ueb. Bau u. Kerntheilung d. Diatomeen 1893; Palla, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 535. Vgl. auch Pfeffer, l. c. p. 273. — Ueber die Veränderung der Farbenspeicherung mit dem Tode siehe Pfeffer, l. c. p. 276.

2) Vgl. z. B. Walden, Zeitschr. f. physik. Chemie 1892, Bd. X, p. 699.

exosmirenden Körper bestimmt, da extracellular Synthesen und Condensationen (z. B. zu Polysacchariden oder Proteinstoffen) nicht zu erwarten und zumeist ausgeschlossen sind.

Thatsächlich werden mannigfache Körper, insbesondere von Pilzen und Bacterien, exosmotisch abgegeben und unter diesen finden sich als normale Producte unter Umständen Peptone, Eiweissstoffe und die zu diesen zählenden Enzyme[1]), also Körper, welche durch Pergamentpapier nur sehr schwierig diosmiren. Ferner beobachtete Puriewitsch die Ausgabe von Eiweissstoffen aus den lebenden Endospermen von Zea Mais, von Phönix, aus den Knollen von Dahlia u. s. w., während sich den isolirten Cotyledonen von Lupinus Asparagin mit Wasser entziehen liess. In dieses tritt z. B. aus den Endospermen von Mais nach Hansteen und Puriewitsch[2]) nicht nur Glycose, sondern auch ein Polysaccharid, wahrscheinlich Rohrzucker, der sich auch unter den in den Nektarien ausgeschiedenen Zuckerarten findet.

Soviel ist also gewiss, dass der Protoplast sehr verschiedenartige Stoffe direct, unter diesen solche mit niederem und mit hohem Moleculargewicht aufzunehmen und auszuschliessen vermag. Man braucht desshalb in Bezug auf die zahlreichen Körper, deren Einführung in den Protoplasten durch die Ernährung oder durch andere Thatsachen erwiesen wird, die directe und unveränderte Aufnahme oder Ausgabe erst dann zu bezweifeln, wenn bestimmte Gründe dazu Veranlassung geben. Das gilt ebenso für Oelsäure und Fette, die, vermuthlich unter Mithilfe von Emulgirung, in lebendige Zellen gelangen und die wahrscheinlich als solche von Zelle zu Zelle wandern.

Wenn gewisse Stoffe in alle untersuchten Protoplasten eindringen, so werden doch unzweifelhaft fernere Studien noch viele qualitative, sowie quantitative Differenzen aufdecken. Zudem können augenscheinlich die diosmotischen Eigenschaften desselben Protoplasten mit dem Entwickelungsgang oder durch andere Einflüsse Modificationen erfahren.

In Hinsicht auf Anilinfarben, sowie auf Säuren und Alkalien sind bis dahin nur quantitative Unterschiede bekannt, doch haben nach Heidenhain[3]) die Epithelzellen der Niere die Fähigkeit Indigocarmin aufzunehmen, einen Farbstoff, der in die Pflanzenzellen gar nicht eindringt. Auch für andere Körper sind durch plasmolytische und andere Methoden Verschiedenheiten in der Aufnahmefähigkeit oder Aufnahmeschnelligkeit mit mehr oder minder grosser Sicherheit constatirt worden.

---

1) Ueber die Ausscheidung von Enzymen vgl. § 91. Eiweissstoffe u. Peptone werden vielfach durch Pilze, Bacterien, Hefen aus lebenden Zellen an die umgebende Flüssigkeit abgegeben. Doch ist zu beachten, dass solche Abgabe auch mit dem Tode der Zellen zu Wege kommt. Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf solche Ausscheidung vgl. § 17. Demgemäss ist auch anzunehmen, dass Eiweissstoffe und Peptone ohne zuvorige weitere Spaltungen aufgenommen werden. Thatsächlich können mit Eiweissstoffen oder mit Pepton gewisse Organismen ernährt werden, die wenigstens keine proteolytischen Enzyme secerniren. Vgl. z. B. Beyerinck, L'aliment photogène 1891, p. 3 u. 18 (Separatab. aus Archiv. Néerlandaises Bd. 24). Vgl. § 66, 91, 108.

2) Hanstein, Flora 1894, Ergänzungsband p. 419. Puriewitsch, Bericht d. bot. Gesellsch. 1896, p. 206. Vgl. § 93, 109.

3) Hermann, Handbuch d. Physiologie 1883, Bd. V, Abth. 1, p. 346. Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 270.

Farbstoffaufnahme und Niederschläge durch andere Körper. In meiner Arbeit[1]) und den sich anschliessenden Studien[2]) ist das Nähere über die Aufnahme von Anilinfarben zu finden, welche auch noch in § 22 zur Demonstration der Ursachen der Speicherung und des Wahlvermögens benutzt werden sollen. Lässt man z. B. auf einer Lösung mit 0,0005 Proc. Methylenblau Lemna minor schwimmen, so wird die Speicherung direct durch die Färbung der Wurzeln bemerklich und bei Verwendung eines Sprosses von Elodea wird die Anhäufung, ausser durch die Färbung der Blätter durch das allmähliche Entfärben der Lösung angezeigt. Bei genügender Verdünnung wachsen dabei diese und andere Pflanzen ungestört weiter. Da aber die Giftwirkung an das Eindringen in das Protoplasma gekettet ist, so kann im Zellsaft ohne Nachtheil eine grosse Menge einer nicht diosmirenden Farbstoffverbindung angehäuft werden.

Sowohl die Form der Speicherung, als auch das ungleiche Resultat mit verschiedenen Pflanzen bei Verwendung derselben Reihe von Farbstoffen beweisen, dass Speicherung durch verschiedene Körper verursacht wird. Zu diesen gehören die in den Pflanzen verbreiteten Gerbstoffe, ausserdem Phloroglucin, während die Natur anderer speichernder Körper noch zu bestimmen ist. Gelegentlich sind auch zwei oder einige speichernde Körper in einer Zelle vereint. (Pfeffer, l. c. p. 273, 191.) Die in dieser bestehenden Verhältnisse können ferner veranlassen, dass die entstehende Verbindung ausgeschieden wird oder gelöst bleibt[3]). Natürlich können auch andere Stoffe mit niedergerissen oder in der Ausfällung fixirt werden.

Bei Gegenwart von Gerbstoffen werden Niederschläge auch durch Coffein, Antipyrin, Ammoncarbonat erzeugt, die ähnliche Reactionen auch mit verschiedenen anderen Körpern geben, von welchen indess bis dahin allein Phloroglucin erkannt wurde[4]). Bei solcher Verschiedenheit der wirksamen Stoffe ist es selbstverständlich, dass diese Reactionen und die Speicherung von Anilinfarben parallel gehen können, aber nicht parallel gehen müssen, dass ferner z. B. die eine Pflanze gleichzeitig Methylenblau und Bismarckbraun, die andere aber nur ersteres speichert[5]).

In den Reactionen mit Coffein etc. handelt es sich wie bei den Anilinfarben ohne Frage um die Ausscheidung von Verbindungen dieser Körper. Wir dürfen hier unerörtert lassen, ob dasselbe auch bei Ammoncarbonat zutrifft, und erinnern nur daran, dass Ausscheidungen auch durch Neutralisiren, Aussalzen etc. verur-

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 179. Vgl. auch Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 285.

2) Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 119; Wortmann und Stilling, Anilinfarbstoffe als Antiseptica 1890, p. 47; Overton, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 6. und die schon p. 80, Anmerk. 1 citirten Arbeiten. — Ueber Verhalten in thierischen Organismen vgl. u. a. Kowalevsky, Biolog. Centralbl. 1889, Bd. 9, p. 33; Feist, Physiolog. Centralbl. 1890, Bd. 4, p. 324 u. s. w.

3) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 232, 245; Lehmann, Zeitschr. für physik. Chemie 1894, Bd. 14, p. 157.

4) Loew u. Bokorny, Bot. Ztg. 1887, p. 849, Flora 1892, Ergänzungsband 1892, p. 117 u. s. w.; Klemm, Bericht d. bot. Gesellsch. 1892, p. 237, Flora 1892, p. 400; Bot. Centralbl. 1894, Bd. 57, p. 197; Zimmermann, Beiheft z. Bot. Centralbl. 1893, Bd. 3, p. 324. Weitere Lit. findet sich hier citirt. – Bezüglich der durch Darwin entdeckten Ausfällungen durch Ammoncarbonat vgl. Klercker, Studien über Gerbstoffvacuolen 1888 (Tübinger Dissertation); Pfeffer, Untersuch. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 239 u. Flora 1889, p. 52.

5) Klemm, Flora 1892, p. 412; vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Instit. z. Tübingen l. c., p. 273, 191.

sacht sein können. Die Wiederauflösung der durch Ammoncarbonat, Coffein etc. erzeügten Fällungen beim Behandeln mit Wasser sagt in jedem Falle nur, dass der fragliche Körper der lebenden Zelle wiederum leicht entzogen wird. Eine solche diosmotische Trennung, mit Zurücklassung des speichernden Körpers, wird übrigens auch für Anilinfarben normal oder unter gewissen Bedingungen erreicht. (§ 22.)

Wurden bis dahin diese Reactionen wesentlich im Zellsaft beobachtet, so kann es doch nicht überraschen, wenn sie bei Gegenwart geeigneter Stoffe auch im Protoplasma auftreten[1]), in welchem ebenfalls gewisse Anilinfarben gespeichert werden. Im Wesen der Sache ändert es auch nichts, wenn fernerhin für bestimmte Niederschläge etwa eine Zusammensetzung aus phosphorsaurem Ammoniakmagnesium oder aus Proteinstoffverbindungen erkannt wird. Ja, es muss wahrscheinlich dünken, dass letzteres vorkommt, wenn auch bis dahin die Existenz von Eiweissstoffen in den Ausfällungen im Zellsaft nicht erwiesen werden konnte. Jedenfalls lassen sich aber ausserhalb des Organismus unter entsprechenden Bedingungen in Zellchen mit Membranen von gerbsaurem Leim, in Capillaren u. s. w. durch Anilinfarben, Coffein, Ammoncarbonat ähnliche Ausfällungen erzeugen, wie in lebenden Zellen[2]). Beiderlei Ausfällungen haben Eigenschaften und Reactionen (auch die Silberreduction) gemeinsam, in denen Loew und Bokorny Zeugnisse für das active Albumin (§ 11) zu erblicken glauben.

Reactionen durch Färbung und Fällung. Direct und sehr schnell dringen freie Säuren (Essigsäure, Weinsäure, Phosphorsäure etc.), sowie kohlensaure und ätzende Alkalien in den Protoplasten, wie sich leicht erweisen lässt, indem man jene in sehr starker Verdünnung auf Zellen mit blau, bezw. roth gefärbtem Zellsaft wirken lässt (der Blumenblätter von Pulmonaria oder Rosa, der rothen Rüben, der Staubfadenhaare von Tradescantia etc.). Sofern nicht die Cuticula das Eindringen verzögert, tritt Röthung, resp. Bläuung sogleich ein und zumeist kann durch Auswaschen mit Wasser die Reaction wieder beseitigt werden, die bei genügender Verdünnung der Agentien und bei kurzer Einwirkung das Leben nicht schädigt. Ebenso dringen u. a. Jod, Quecksilberchlorid u. s. w. sehr leicht und schnell ein, wirken aber in hohem Grade schädlich und tödtlich[3]). Ohne Schädigung wird dagegen die Aufnahme von Ammoncarbonat, Coffein, Antipyrin u. a. in gewissen Pflanzen durch eine Ausfällung in der Zelle angezeigt. Ferner wird in manchen Pflanzen das leichte Eindringen von Wasserstoffsuperoxyd durch intracellulare Oxydationswirkung, durch Färbungen oder Entfärbungen kenntlich[4]). (Auch Sauerstoff diosmirt leicht.)

Chemische Methoden. In verschiedenen Fällen wurde Aufnahme und Speicherung durch makro- oder mikrochemische Methoden constatirt. So wird die Aufnahme von verschiedenen Zuckerarten und einigen anderen Stoffen durch die Bildung von Stärke in den Chlorophyllkörpern erwiesen (§ 54), während in anderen Pflanzen die Zufuhr von Zuckerarten zur Speicherung von Glycose[5]) oder anderen Kohlenhydraten führt. Analog kommt es in manchen Pflanzen bei Darbietung von Kaliumnitrat zu einer so reichlichen Speicherung eines salpetersauren Salzes[6]),

1) Vgl. die Arbeiten von Klemm, Flora 1892, p. 408; Zimmermann l. c.

2) Vgl. die Arbeiten von Klercker, Klemm u. Pfeffer.

3) Pfeffer, Osmotische Unters. 1877, p. 140.

4) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889.

5) Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 743, 758; Puriewitsch, Bericht d. bot. Gesellschaft 1896, p. 206.

6) Wolff, Landwirth. Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 220; Frank, Berichte d. bot. Gesellsch. 1887, p. 472; Schimper, Bot. Ztg. 1888, p. 121. Weitere Liter. § 70.

dass die getrocknete Substanz unter Funkensprühen verbrennt, und ebenso verstehen es manche Pflanzen, Phosphate, Sulfate[1]) u. s. w. innerhalb der lebenden Zellen anzuhäufen.

Plasmolytischer Nachweis. Wenn nach Herstellung der Plasmolyse diese bei Constanz der Aussenflüssigkeit allmählich vermindert und ausgeglichen wird, so ist damit eine Aufnahme des plasmolysirenden Körpers angezeigt (p. 79), sofern dem Rückgang der Plasmolyse nicht andere Ursachen zu Grunde liegen. So wird in der That in gewissen Pflanzen (z. B. Pilzen) die Wiederherstellung des Turgors vorwiegend durch entsprechende Production osmotisch wirkender Substanzen erzielt[2]). Jedoch ist eine Aufnahme der Salzlösung als Ursache des Rückganges dann gekennzeichnet, wenn dieser nur in der Lösung bestimmter Stoffe eintritt. Nach diesem Princip wurden von de Vries[3]), Wieler[4]), Klebs[5]), Janse[6]), Overton[7]) u. a. Studien angestellt. Nach diesen nehmen manche höhere und niedere Pflanzen selbst während eines Tages keine merklichen Mengen von Kaliumnitrat, Chlornatrium, Rohrzucker auf, doch finden sich alle Abstufungen bis zu solchen Pflanzen, in welche die genannten Körper leicht eindringen. Es geht dies besonders aus den Untersuchungen Janse's und aus den Studien A. Fischer's[8]) an Bacterien hervor, in denen die Plasmolyse ziemlich schnell ausgeglichen wird. Begünstigt auch die verhältnissmässig grosse Oberfläche die Aufnahme, so ist doch augenscheinlich der Protoplast der Bacterien für diese Salze und für andere Stoffe besonders leicht permeabel und diese Eigenschaft dürfte für die schnelle Accommodation an Concentrationsänderungen im umgebenden Medium von hoher Bedeutung sein. Uebrigens ist u. a. das Plasmodium von Myxomyceten offenbar für viele Salze, z. B. für Calciumsulfat und Asparagin, leicht durchlässig[9]).

In Glycerin und Harnstoff wurden ferner durch die Untersuchungen von de Vries, Klebs u. a. Stoffe erkannt, welche in alle Protoplasten und z. Th. ziemlich schnell eindringen. Doch ergaben sich auch hier graduelle Abstufungen und die Blattschuppen von Begonia manicata erwiesen sich z. B. schwer permeabel.

Für eine Reihe anderer Stoffe wurde in jüngster Zeit durch Overton die diosmotische Aufnahme mit Hilfe der plasmolytischen Methode verfolgt.

Exosmose. Würden die Stoffe, auf deren Conservirung es ankommt, auch nur sehr schwach in das umgebende Wasser exosmiren, so könnten sich in keiner Alge oder anderen Wasserpflanze die Turgor- und die gelösten Reservestoffe erhalten und selbst aus einer Rübe würde unvermeidlich der Zuckergehalt durch den nassen Erdboden zum guten Theil ausgelaugt werden. Erwägt man ferner, dass es in anderen Fällen geradezu auf die Ausgabe von Stoffen abgesehen ist,

---

1) Schimper, Bot. Ztg. 1888, l. c.

2) Vgl. Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistungen 1893, p. 304, 428.

3) de Vries, Sur la perméab. d. protopl. d. betteraves rouges 1871. (Separat. aus Archiv. Néerland 1871, Bd. VI); Jahrb. f. wissensch. Bot. 1884, Bd. 14, p. 441; Bot. Zeitung 1888, p. 229 u. 1889, p. 309.

4) Wieler, Berichte d. Bot. Gesellsch. 1887, Bd. 5, p. 375.

5) Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 540.

6) Janse, Mededeelingen d. Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam 1888, p. 332.

7) Overton, Osmotische Eigenschaften u. s. w. 1895, Separat. a. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Gesellsch. z. Zürich, Bd. XI; Zeitschr. f. physikal. Chemie 1897, Bd. 22, p. 189.

8) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 27, p. 130.

9) Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 220.

so kann man sich nicht wundern, dass gewissen Pflanzen oder Pflanzentheilen immer oder unter gewissen Bedingungen Zucker oder andere Substanzen entzogen wird (für Endosperme u. s. w. vgl. § 93, 109) und dass nicht alle Versuche zu gleichem Resultate führen.

Nach den Untersuchungen von Czapek[1]) secerniren in der That die Wurzeln der Phanerogamen allgemein kleine Mengen von Stoffen, unter denen sich gewöhnlich saures Kaliumphosphat befindet. Bei der Geringfügigkeit dieser Ausscheidung kann es indess nicht Wunder nehmen, dass makrochemische Untersuchungen öfters zu keinem bestimmten Resultate führten[2]). Die älteren positiven Resultate aber sind zumeist nicht entscheidend, da nicht oder nicht genügend controlirt wurde, in wie weit die in der Aussenflüssigkeit gefundenen Körper abgestorbenen und absterbenden Zellen entstammten. Wesentlich auf diesem Wege dürfte wohl der Zucker nach aussen gelangt sein, welchen Früchte in den Versuchen Boussingault's und Detmer's (l. c.) an das Wasser abgaben.

Fette. Die Studien, welche ich R. H. Schmidt[3]) aufnehmen liess, haben ergeben, dass flüssige Fette ziemlich leicht ihren Weg in lebendige Zellen finden. Das gilt besonders für die flüssigen freien Säuren (Oelsäure), doch bewirkt bereits eine kleine Zugabe dieser, dass auch Neutralfette gut eindringen, welche für sich (z. B. Mandelöl) nur spärlich und langsam aufgenommen werden. Am besten bringt man einen mit der Oelmasse durchtränkten Streifen Fliesspapier z. B. in einen etwa 1 cm langen Längsspalt eines etiolirten Keimstengels von Pisum sativum. Man beobachtet dann leicht die Ausbreitung des mit Alkanna gefärbten Fettes in den Intercellularen, und bereits nach einigen Stunden ist eine Aufnahme des Fettes zu constatiren, das sich nach 1 bis 2 Tagen z. Th. sehr reichlich in den Zellen ansammelt. Zunächst ist das Fett im Protoplasma so fein vertheilt, dass es zuweilen erst bemerklich wird, nachdem man durch Reagentien ein Zusammenfliessen zu Tröpfchen veranlasst hat. Solche werden mit zunehmender Aufnahme gewöhnlich direct im Protoplasma wahrnehmbar und treten fernerhin mehr oder minder reichlich in den Zellsaft über.

Offenbar wird das Fett als solches aufgenommen und es ist desshalb wahrscheinlich, dass Oele auch direct secernirt werden, resp. von Zelle zu Zelle wandern. In diesem Falle verlaufen Erscheinen und Ansammeln des Fettes wesentlich in der geschilderten Weise und durchgehends pflegen die wandernden Fette freie Fettsäuren zu enthalten (§ 82.) Uebrigens sind auch die normal ölarmen Pflanzen ebenso befähigt, Fett aufzunehmen, und wenn z. B. Pilze mit Neutralfetten gut ernährt werden können, so hängt dieses sicherlich mit ihrer ölspaltenden Wirkung zusammen. Die sich anschmiegenden Pilzfäden vermögen ferner feste Cacaobutter sich nutzbar zu machen, während höhere Pflanzen in den Protoplasten nur dann Cacaobutter aufnehmen, wenn diese durch genügende Temperatur (30° C.) flüssig erhalten wird.

Es ist noch nicht näher präcisirt, durch welche Mittel es erreicht wird, dass Oeltheilchen in die wasserdurchtränkte Haut eindringen und diese, sowie die Plasmahaut durchwandern. Jedoch ist bekannt, dass Oel thierische Häute durch-

1 Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 321.

2 Lit. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 4; J. Boussingault, Agron., Chim. agric. et Physiolog. 1874, Bd. 5, p. 309; Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 125; Schulze u. Umlauft, ebenda 1876, Bd. 5, p. 828; Detmer, Forschung a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1879, Bd. 2, p. 372; van Tieghem et Bonnier, Bullet. d. l. soc. Bot. d. France 1880, Bd. 27, p. 116.

3 R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 300. — Vgl. Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 179. Die Lit. findet sich in diesen Arbeiten.

dringt, welche mit Seife oder mit Galle imprägnirt sind und voraussichtlich wird es sich auch in der Pflanze um irgend eine emulgirende Wirkung handeln. Dafür spricht, dass todte mit reinem Wasser durchtränkte Membranen augenscheinlich Oel und Oelsäure nicht passiren lassen, wenn eine zusammenhängende Fettmasse mit der Haut in Berührung gebracht ist. Auch steht in gutem Einklang mit einer solchen Annahme die Bedeutung der Oelsäure, da diese und ebenso Neutralfette, die solche enthalten, schon durch Natronphosphat und verschiedene Mittel leicht emulgirt werden[1]). Möglicher Weise handelt es sich auch bei der angeblichen Löslichkeit von Fetten in Eiweiss und in concentrirter Zuckerlösung[2]) nur um eine sehr feine Emulgirung.

Wahrscheinlich entstammen Wachs, Balsame, ätherische Oele nicht nur extracellularen Umwandlungen, sondern dieselben dürften vielfach, vielleicht sogar gewöhnlich, aus dem Protoplasten in die Zellwand und weiter durch diese wandern[3]), und vermuthlich gelangt u. a. auf solchem Wege das duftende Oel der Rose in die Luft. Mit der Bildung der Cuticula wird übrigens das imbibirende Wasser mehr und mehr durch Wachs verdrängt.

§ 17. Näheres über den Vorgang des Austausches.

Die allgemeinen Gesetze der Diosmose sind auch für den Stoffaustausch des Organismus maassgebend und jeder Körper, welcher unter den gegebenen Bedingungen zu diosmiren vermag, findet demgemäss seinen Weg in die Zelle und in den Protoplasten, gleichviel ob es sich um einen nöthigen, unnöthigen oder schädlichen Stoff handelt[4]). Mit diesen Forderungen sind alle Erfahrungen auf das beste in Einklang zu bringen, wenn es naturgemäss auch schwierig und oft nicht möglich ist, die für den Erfolg maassgebenden Bedingungen zu präcisiren. Unter diesen kommt nicht allein die zudem variable Plasmahaut, sondern ebenso die Qualität des zu transportirenden Stoffes in Betracht, und bekanntlich wird nicht nur durch intracellularen Umsatz, sondern vielfach auch durch extracellulare Wirkungen und oft in wenig durchsichtiger Weise diejenige Verbindung geschaffen, welche zu diosmiren vermag[5]).

Es ist wohl zu beachten, dass die Plasmahaut ein lebendiges und vom Organismus abhängiges Organ ist, dessen sich der Protoplast zur Regelung des

1) Hermann, Handbuch d. Physiologie, Bd. V, p. 178, 291; Bunge, Lehrb. der physiol. Chemie 1894, III. Aufl., p. 176. Quincke, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1879, p. 136.

2) Pacht, Centralblatt f. Physiol. 1888, Bd. II, p. 688.

3) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 179 u. d. dort citirte Lit.

4) Es wird das schon durch die zum Theil ansehnliche Aufnahme unnöthiger Aschenbestandtheile und sehr schön durch die Anilinfarben u. s. w. demonstrirt. Aeltere Versuche von Saussure (Rech. chim. s. l. végétation 1804, p. 247), Vogel, (Journal f. prakt. Chemie 1842, Bd. 25, p. 209), Trinchinetti (Botan. Ztg 1845, p. 111), (vgl. die Lit. etc. bei Dehérain, Annal. d. sciences naturell. 1867, V. sér., Bd. 8, p. 180) haben für uns nur wenig Werth, da nur die Aufnahme in die ganze Pflanze constatirt und theilweise in den Versuchen eine Tödtung des Protoplasten herbeigeführt wurde.

5) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 279 u. Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 299.

Verkehrs mit der Aussenwelt bedient. Im Zusammenhang mit dieser Aufgabe besitzen die Plasmahäute verschiedener Pflanzen gewisse Unterschiede, und voraussichtlich werden transitorische oder bleibende Variationen der Plasmahaut häufig dazu benutzt, um die Aufnahme (oder Ausgabe) eines bestimmten Körpers zeitweilig einzuleiten oder zu unterdrücken. Ohne Frage ist die lebendige Grenzschicht des Protoplasten in weit höherem Maasse zur Veränderung der Eigenschaften befähigt als die Zellhaut, und das um so mehr, als die aufbauenden Theile leicht verschoben und in das Innere des Protoplasmas zurückgeführt werden können.

Mannigfache Erfahrungen sprechen in der That dafür, dass in der Pflanze vielfach mit Modification der diosmotischen Qualität operirt wird, doch lassen sich freilich ganz einwandsfreie Beweise zur Zeit nicht beibringen. Natürlich ist mit einer solchen Verschiebung gegenüber bestimmten Körpern völlig vereinbar, dass in Bezug auf andere Stoffe eine Aenderung der diosmotischen Eigenschaften nicht bemerklich wird. Thatsächlich konnte eine solche bei Vergleichung des lebensthätigen Protoplasten mit der abgetrennten Vacuolenhaut (§ 22, 108) vielfach nicht constatirt werden. Vielmehr ergaben gegenüber beiden die aufnehmbaren und nicht aufnehmbaren Farbstoffe, ebenso freie Säuren und Alkalien ein gleiches Resultat, und soweit die plasmolytische Methode ein Urtheil gestattet, scheint dasselbe für Kalisalpeter, Chlornatrium und manche andere Körper zu gelten[1]).

Die Imbibition und damit die Diosmose von Wasser und anderen Stoffen ist bekanntlich stets von der Natur der zu durchwandernden Lamelle abhängig, gleichviel ob diese aus fester oder aus flüssiger Substanz besteht. Demgemäss kann schon die Durchtränkung mit einem anderen Körper wesentlichen Einfluss auf die Diosmose haben und die Cuticula ist ein schönes Beispiel für die Verwendung dieses Princips im Dienste der Pflanze. Uebrigens haben wir bei Besprechung der Oelaufnahme (§ 16) erfahren, dass erst durch die Präsenz eines Körpers (Natronphosphat u. s. w.) ein anderer Stoff zu der Durchwanderung einer Membran befähigt wird.

Dabei kann das fein zertheilte Oel sehr wohl ungelöst die Zellhaut passiren und durch die Plasmahaut können sogar Oeltropfen und feste Körper von messbarem Durchmesser schon bei geringem mechanischen Druck hindurchgetrieben werden. Hinter einem Oeltropfen, einem Kryställchen u. s. w. schliesst sich aber die Plasmahaut, analog wie eine Oelschicht hinter einer durchgeführten Nadel, so dass diejenigen Körper, welche ausserdem nicht diosmiren, während und nach solcher Aufnahme keine Eingangspforte finden. In solcher Weise werden sich sicherlich ebenso gelöste Molecüle (oder Molecülverbindungen) zwischen die Theilchen der Plasmahaut eindrängen und also diosmiren, sobald die wechselseitigen (auf Imbibition oder Lösung hinarbeitenden) Anziehungen zur Erreichung eines solchen Zieles genügen (§ 16).

1) Siehe Pfeffer, l. c. Ebenda ist auch nachgewiesen, dass Chloroformiren, Mangel an Sauerstoff u. s. w. die Aufnahme von Anilinfarben nicht hindert. Uebrigens ist nur auf die noch plastische, nicht auf die erstarrte Plasmahaut (vgl. § 18) Rücksicht genommen. Ueber hemmenden Einfluss des Chloroformirens vgl. die inzwischen erschienenen Arbeiten von Puriewitsch, sowie von Czapek, die in § 108 berücksichtigt sind.

Uebrigens gelten die soeben angedeuteten Beziehungen ganz allgemein, und schon in Hinsicht auf die Bedeutung der Qualität der Haut (ebenso einer Flüssigkeitslamelle) ist es selbstverständlich, dass die Diosmose nicht allein von der Grösse der gelösten Molecüle abhängt, die allerdings ein mitentscheidender Factor ist[1]). Dem entsprechen auch die Erfahrungen an Organismen. Denn durch denselben Protoplasten, in welchem Natriumchlorid oder Kaliumnitrat nicht diosmirt, finden nicht nur die grossen Molecüle von Methylenblau, sondern auch Eiweisskörper und vermuthlich noch andere colloidale Substanzen ihren Weg[2]). Für ein solches Verhalten, das geradezu unerlässlich für den Organismus ist, mag es von einiger Bedeutung sein, dass, nach dem Eindringen fester Körper zu urtheilen, schon eine geringe Kraft zum Eindrängen in die Plasmahaut ausreicht.

Auf die Bedingungen für das Eindringen in feste und flüssige Membranen wurde bereits bei der Besprechung von Quellung und Imbibition (§ 12) hingewiesen und bei dieser Gelegenheit ist ebenfalls angedeutet, dass die maassgebenden Molecularkräfte vielleicht zu Spaltungen und anderen chemischen Reactionen Veranlassung geben. Möglicher Weise spielen derartige Verhältnisse öfters eine Rolle und es wäre z. B. denkbar, dass Kaliumnitrat in die Zelle nur bei getrennter Beförderung der Ionen gelangt oder dass bei Aufnahme von Rohrzucker in der Plasmahaut dessen Spaltungsproducte (Monosaccharide) wandern, die nach dem Eintritt in das Innere sogleich wieder zu Saccharose condensirt werden.

Sehr wohl kann aber auch ein Körper mit Hilfe chemischer Bindung durch die Substanz einer festen Lamelle wandern. Das würde, um an ein Beispiel anzuknüpfen, für Salpetersäure der Fall sein, wenn auf der einen Seite einer Cellulosewand dauernd Nitrirung, auf der anderen aber Reduction der Nitrocellulose im Gange wäre. Uebrigens vermag durch elektrolytische Wirkung selbst im Glase das Natrium zu wandern, und undenkbar ist es nicht, dass die schwachen elektrischen Ströme in lebendigen Zellen[3]) unter Umständen vermöge ihres continuirlichen Wirkens eine bedeutungsvolle Rolle im Stofftransport spielen. Ferner ist es bei der Beschaffenheit der Plasmasubstanz möglich, dass ein Körper in chemischer Verbindung mit den aufbauenden Theilchen der Plasmahaut ins Innere befördert und dort wieder

1) In diesem Sinne habe ich die Sache schon aufgefasst in den »Osmotischen Untersuchungen 1877« u. ferner in den Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 301, auch noch direkte Belege durch Experimente mit künstlichen Niederschlagsmembranen erbracht. Fernerhin haben dann auch Studien anderer Autoren zu demselben Schlusse geführt, so die von Tammann, Zeitschr. f. physikalische Chemie 1892, Bd. 10, p. 255; Walden, ebenda p. 699; Fünfstück, Berichte d. Bot. Gesellsch. 1893, Generalvers. p. 80; Overton, Ueber osmot. Eigenschaften etc. 1895 (Separat. a. Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesellsch. in Zürich, Jahrg. 40). — Ueber den Einfluss d. Haut vgl. auch Raoul, Zeitschr. f. physikal. Cemie 1895, Bd. 17, p. 737.

2) Natürlich geht die Aufnahme auch nicht parallel mit der Diffusionsschnelligkeit u. der osmotischen Leistung, die beide in Beziehung zur Grösse der gelösten Molecüle stehen.

3) Haacke, Flora 1892, p. 455 u. Bd. II dieses Buches. Aus den Untersuchungen Walden's (Zeitschr. f. physikal. Chemie 1892, Bd. 10, p. 718) hat sich ergeben, dass die Durchlässigkeit eines Stoffes nicht durch die Durchlässigkeit der Ionen der Verbindung bestimmt wird, wie Ostwald (ebenda 1890, Bd. 6, p. 69) vermuthete.

abgespalten wird. Ausserdem werden thatsächlich mit der Entleerung von Vacuolen nicht diosmirende Körper aus dem Protoplasma befördert[1]).

In solcher oder anderer Weise werden dann nicht diosmirende oder auch ungelöste Körper durch eine active Bethätigung des Protoplasten nach Innen oder Aussen geschafft. Eine solche Bethätigung ist zwar für die diosmotische Bewegung an sich nicht nöthig, indess bedarf es jedenfalls der Thätigkeit des Organismus, um die diosmirenden Verbindungen oder um durch Verarbeitung die zur Unterhaltung des Nachstroms nothwendigen Energiepotentiale zu schaffen, und schon in diesem Sinne sind alle diosmotischen Vorgänge durch die vitalen Actionen des Organismus bedingt und gelenkt[2]).

Im allgemeinen scheint die Wanderungsrichtung durch die Herstellung solcher Energiepotentiale bedingt zu werden, und wenn auch eine Plasmahaut denkbar ist, die dauernd oder zeitweilig nur in einer Richtung einen Körper diosmiren lässt, so ist doch ein solcher Fall bis dahin nicht sichergestellt worden[3]). Uebrigens hat offenbar schon die Natur der anstossenden Lösung Einfluss auf die Beschaffenheit und die Befähigung der Plasmahaut und dieser und anderer Ursachen halber dürften sich wohl gelegentlich Differenzen zwischen der Hautschicht und der Vacuolenhaut einstellen. Vielleicht spielen auch dann und wann localisirte Differenzen in derselben Plasmahaut eine Rolle, um an einer bestimmten Stelle den Austritt eines Körpers oder den Uebertritt zu einer angrenzenden Zelle zu verursachen.

Die realen Erfolge hängen nicht nur von der Diosmose, sondern auch von allen den verschiedenen Umständen ab, welche die Diosmose ermöglichen oder dirigiren, und es geht aus dem Gesagten genugsam hervor, dass es oft sehr schwierig ist, in einem gegebenen Falle die maassgebenden Factoren zu präcisiren. Bei den gekennzeichneten Eigenschaften der Plasmahaut muss es auch möglich ererscheinen, dass durch diese ein gelöster colloidaler Körper wandert, welcher durch die wasserdurchtränkte Zellhaut nicht zu diosmiren vermag, obgleich die Plasmahaut sicherlich viel engere intermicellare Räume besitzt als die Zellhaut, in welcher wahrscheinlich sogar Kanälchen bestehen, die nicht in ihrer ganzen Ausdehnung durch die von der Wandsubstanz ausgehenden Molecularkräfte beherrscht werden.

Die Besprechung des Wahlvermögens (§ 22) wird noch weitere Beispiele dafür bringen, dass äussere Einwirkungen durch die Einleitung von Stoffmetamorphosen direct oder indirect Diosmose veranlassen. Dahin zählt das noch näher zu studirende Verhalten der Alkoholhefe, die nach Nägeli[4]) in alkalischer Lösung jederzeit Pepton und Eiweiss, letzteres dagegen in saurer Lösung nur bei Gährthätigkeit ausscheidet. Möglicher Weise ist hierbei schon die Existenz eines Lösungsmittels für Eiweiss von Bedeutung, um Eiweissstoffe dem Protoplasten zu

1) Vgl. Pfeffer, Vacuolenhaut 1890, p. 283.

2) Pfeffer, Vacuolenhaut 1890, p. 290; Studien z. Energetik 1892, p. 268.

3) Näheres Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 288 u. Overton, Ueber d. osmot. Eigensch. etc. 1895, p. 26. (Separat. a. d. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Gesellsch. in Zürich.) — In meiner Schrift ist auch dargethan, dass Janse eine einseitige Permeabilität ohne zwingenden Grund annimmt.

4) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 79 u. 105. S. ferner Gayon u. Dubourg. Compt. rend. 1886, Bd. 102, p. 978. — Uebrigens ist nicht genugsam beachtet, in wie weit die Eiweisstoffe aus abgestorbenen Zellen stammten.

entziehen oder um deren Diosmose durch die Zellwand zu ermöglichen[1]. — Ganz unaufgeklärt ist auch noch die Begünstigung, welche Eisenweinstein auf die Ernährung gewisser Algen durch Zucker, wie Klebs[2] meint vielleicht durch Beförderung der Aufnahmethätigkeit ausübt.

Diosmose. So bezeichnet man allgemein die Diffusion, welche sich durch eine feste oder flüssige Haut und unter dem Einfluss dieser vollzieht. Uebrigens sind wir auf das Wesen dieser Erscheinungen, sowie auf die zu Grunde liegende Imbibition mit Rücksicht auf physiologische Vorgänge bereits eingegangen (§ 12). Eine weitere physikalische Beleuchtung kann aber unterbleiben, seitdem eine rationelle Auffassung der osmotischen Erscheinungen in die Lehrbücher der Physik übergegangen ist[3].

Es ist auch schon (§ 16) hervorgehoben, dass und warum in semipermeablen Membranen die wassererfüllten Räumchen nur sehr geringen Durchmesser haben können. Wenn dann ein Salztheilchen ausserhalb des Bereichs der von der Wandsubstanz ausgehenden Molecularkräfte passirt, so wird man, wie von capillarer und molecularer Imbibition (§ 12), von capillarer und molecularer Diosmose reden. Vermuthlich wirken beide schon in der Zellhaut zusammen und bei geringer Weite der Capillarräumchen ist wohl verständlich, dass Colloide mit grossen Molecülen oder Molecülcomplexen durch die starre Haut kaum oder nicht diosmiren.

Der osmotische Druck und ebenso die diosmotische Entfernung eines Körpers als ein wichtiges physiologisches Mittel für Trennungen und für Durchführung chemischer Umsetzungen werden an anderen Stellen behandelt (§ 22, 93).

Niederschlagsmembranen. Für das Studium der osmotischen Vorgänge wurden die zuerst von Traube[4] hergestellten Niederschlagsmembranen bedeutungsvoll, die zugleich demonstriren, wie sich eine abgrenzende Haut durch Fällung um eine Masse bilden und erhalten kann. Sehr schön lässt sich dieses an den Membranen aus gerbsaurem Leim verfolgen, die man erhält, indem man einen Glasstab, an dessen Ende etwas flüssiger Leim eingetrocknet ist, in eine 2proc. Tanninlösung taucht (vgl. Fig. 5). Nach einiger Zeit hebt sich von dem sich lösenden Leimtropfen ein durchsichtiges Häutchen von gerbsaurem Leim ab, das durch die osmotische Wirkung des Inhalts gespannt wird und durch Dehnung in die Fläche wächst. Um gutes Wachsthum zu erreichen, verwendet man einen Leim, der 5—15 Proc. Zucker enthält, und wenn man ausserdem etwas Indigocarmin oder Anilinblau darin auflöste, so beobachtet man, dass die Membran diese Farbstoffe nicht diosmiren lässt. Der im Handel in Stücken vorkommende Mundleim ist gewöhnlich für diese Versuche brauchbar, doch muss man demselben zuweilen ein wenig Gelatine zufügen.



Fig. 5.

Allgemeiner anwendbar ist das durch die Fig. 5 versinnlichte Verfahren. In den Cylinder bringt man eine 2—5-procentige Lösung des einen Membranbild-

---

1) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1878, p. 169.

2) Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 544.

3) Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 651, 671; Winkelmann, Handb. d. Physik 1891, Bd. I, p. 618. Ausserdem z. B. Pfeffer, Osmotische Unters. 1877.

4) Traube, Archiv f. Anatom. u. Physiol. 1867, p. 87; Botan. Zeitung 1875, p. 56 Vgl. Pfeffer, Osmotische Unters. 1877, p. 11.

ners (z. B. Ferrocyankalium), in das capillar ausgezogene Glasrohr saugt man die Lösung eines anderen Membranbildners (Kupfersulfat), schliesst dann das Rohr mit dem Finger und führt es in die abgebildete Stellung derart ein, dass die Flüssigkeit in dem Glasrohr einen kleinen Ueberdruck ausübt. Die Membranbildung lässt sich auch beobachten, indem man ein Stück Kupfervitriol in eine Lösung von Ferrocyankalium wirft. (Ueber die Auf- oder Einlagerung der Membranen für diosmotische Versuche siehe § 22.)

Uebrigens kann, wie schon Traube zeigte, eine Membran auch durch Contact mit reinem Wasser dann entstehen, wenn dadurch eine entsprechende Ausfällung bewirkt wird. Das ist der Fall, wenn man eine concentrirte Tanninlösung verwendet, welche gerbsauren Leim aufgelöst enthält, der sich beim Verdünnen, also in einem solchen Versuche an der Grenzfläche der Tanninlösung ausscheidet.

Ueber die specifisch verschiedene Permeabilität solcher Membranen geben die citirten Arbeiten[1]) Aufschluss. Die Durchlässigkeit ist aber nach Traube durch Infiltrationen, nach Pringsheim[2]), der Membranen in Leimgallerte entstehen liess, schon durch die Bildungsbedingungen modificirbar.

Die Gerbsäure-Leimmembranen wachsen, und lassen, so lange nicht störende Ursachen eingreifen, sehr schön ein gleichförmiges Flächenwachsthum erkennen. Wird aber die Tanninlösung durch Wasser ersetzt, so sind natürlich die Wachsthumsbedingungen aufgehoben und bei Fortdauer der osmotischen Dehnkraft erfolgt bald ein Zerreissen der zarten Haut. Bei den Membranen aus Ferrocyankupfer, Berlinerblau u. s. w. pflegt das Flächenwachsthum nur kurze Zeit anzuhalten. Dann entsteht in Folge des Innendruckes ein Riss und indem sich die hervorschiessende Flüssigkeit immer sogleich wieder mit einer Niederschlagsmembran umkleidet, bilden sich oft wunderliche Gestalten[3]).

§ 18. Die Plasmahaut und die Diosmose im Protoplasma.

Unsere Betrachtungen über den Stoffaustausch würden dem Wesen der Sache nach auch dann zu Recht bestehen, wenn in diosmotischer Hinsicht eine Differenz zwischen der Grenzschicht und der Innenmasse des Protoplasten nicht bestände, wenn also der ganze plasmatische Wandbelag einer Zelle wie eine dicke Plasmahaut wirksam wäre. Doch sprechen für die Berechtigung der in § 16 skizzirten Auffassung gewichtige Gründe, auf welche indess hier nur kurz hingewiesen werden kann[4]).

Die Frage wäre in der That der Hauptsache nach in dem besagten Sinne definitiv entschieden, wenn normal vorkommende oder künstlich eingeführte Körper sich zwar in dem Inneren des Protoplasmas diosmotisch verbreiten,

1) Vgl. Seite 88, Anmerk. 1.

2) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 1.

3) Auf solchen Eruptionen basiren die Widersprüche, welche Sachs (Lehrbuch 4. Aufl., 1887, p. 645) gegen Traube erhebt. Aehnliche Eruptionen spielen wohl auch eine Rolle bei Bildung der sog. Myelinformen. Vgl. z. B. Brücke, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 79, Abth. III, Aprilheft.

4) Näheres Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 224, 244. Ueber die Nomenclatur siehe ebenda p. 188 u. dieses Buch § 8.

jedoch nicht in die Vacuolen oder in das umgebende Wasser übertreten, also nicht durch die Plasmahaut diosmiren. In der That machen verschiedene Erfahrungen ein solches Verhalten sehr wahrscheinlich, doch ist ein absolut zwingender Beweis noch nicht für den lebendigen Protoplasten erbracht. Wenn aber mit sehr verdünnter Salzsäure behandelt wird, so bewahren die erstarrenden Plasmahäute zunächst der Hauptsache nach ihre bisherigen diosmotischen Eigenschaften, während ein durch sie nicht diosmirender Farbstoff, sobald er durch ein Risschen Eintritt findet, sich sogleich in dem umschlossenen, aber ebenfalls abgestorbenen Innenplasma verbreitet.

Dieses ungleiche Verhalten beim Absterben kennzeichnet zugleich eine Differenz zwischen Grenzwall und dem umschlossenen Plasma und auf eine solche weist ebenfalls die Abtrennung der Vacuolenhaut hin, welche durch plötzliche Plasmolyse erreichbar ist. Die Conservirung der plastischen und diosmotischen Eigenschaften kommt übrigens nicht nur diesen, sondern ebenso den dünnsten Plasmaschichten zu, wie solche z. B. die Vacuolen umgrenzen, welche aus separirten Plasmamassen gebildet werden (vgl. Fig. 6).

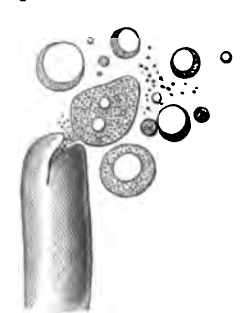


Fig. 6. Die Bildung von Vacuolen im Protoplasma, welches durch Zerdrücken eines jungen Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae in Wasser getrieben wurde (150/1).

Wie schon erwähnt (§ 16), ist die Existenz der Plasmahaut mit verschiedener Differenzirung, auch mit der Wabenstructur des Protoplasmas verträglich, und in jedem Falle wird im näheren zu kennzeichnen sein, auf welchen Bahnen sich ein Körper im Protoplasma verbreitet, resp. in welche Organe und Bausteine er etwa nicht eindringt[1]). Die diosmotischen Qualitäten, über die schlechterdings das mikroskopische Bild nichts aussagen kann, fordern aber unter allen Umständen (gleichviel ob eine Plasmahaut vorhanden ist) einen Aufbau, der den durch den Versuch festgestellten Thatsachen Genüge leisten kann.

Die Conservirung der diosmotischen Eigenschaften während der schnellen Flächenzunahme bei Vergrösserung von Vacuolen lehrt, dass auch unter solchen Umständen nie eine Discontinuität Platz greift. Uebrigens bildet das keinen Einwand gegen eine Plasmahaut, denn selbst bei künstlichen Niederschlagsmembranen wird die Continuität bei sehr schnellem Wachsen in analogem Sinne erhalten.

Nach allen Erfahrungen sind aber die Innenmassen des Cytoplasmas jederzeit befähigt, an der Grenze und im Grenzdienst die Formation und die Function der Plasmahaut zu übernehmen, und diese ist demgemäss nicht, wie de Vries und seine Schüler ohne zureichenden Grund annahmen, ein Organ, das analog wie der Zellkern, immer nur von seinesgleichen abstammt[2]). Dieserhalb wird im Inneren des Plasmas jede wässerige Flüssigkeit als Vacuole abgegrenzt, und es ist leicht ersichtlich, warum die aus einer Zelle hervorgepressten Plasmastücke in Wasser, nicht aber in plasmolysirenden Lösungen, zu anschwellenden Vacuolen werden (Fig. 6).

1) Vgl. Bütschli, Unters. über mikrosk. Schäume 1892, p. 150.

2) Pfeffer, 1890 l. c. p. 224; Klebs, Bot. Ztg. 1890, p. 550 u. 1891, p. 343; Bütschli, Unters. über mikroskop. Schäume 1892, p. 146. Vgl. die an diesen Stellen citirte Lit. Siehe auch dieses Buch § 8.

Nach alledem muss an der freien Oberfläche in Contact mit anderen Medien, speciell mit Wasser, die Plasmahaut sofort formirt werden, indess sind die maassgebenden Ursachen zur Zeit nicht zu präcisiren. Schwerlich ist die Plasmahaut nur der directe Ausdruck der natürlich unbedingt realisirten physikalischen Oberflächenspannung. Doch dürfte diese entscheidend betheiligt sein, und es ist nicht zu sagen, ob vielleicht durch solche Molecularkräfte oder unter gleichzeitiger Mitwirkung des Contactes mit dem anderen Medium Stoffe im Grenzwall unlöslich ausgeschieden werden, die mit der gelegentlichen Rückkehr in das Innere wiederum in Lösung übergehen. Da nach thunlichster Unterdrückung vitaler Functionen und ebenso an jedem isolirten Plasmastückchen gleiche Erfolge herauskommen, so muss es wahrscheinlich dünken, dass direct in der Grenzschicht und zwar ohne Reizwirkungen und Reizverkettungen die Bedingungen für die Formation der Plasmahaut zu Stande kommen.

Wenn dem so ist, dann wird im allgemeinen die eigentliche Plasmahaut nur minimale und unmessbare Dicke besitzen und zur Erreichung der diosmotischen Erfolge reicht theoretisch eine einfache oder doppelte Molecularschicht aus. Ein Hyaloplasmasaum von messbarer Dicke dürfte kaum in seiner ganzen Ausdehnung mit der Plasmahaut identisch sein, obgleich die mit der Lage an der Oberfläche verknüpften Wirkungen, die Fernhaltung der Körnchen, also die Herstellung des Hyaloplasmas bedingen. Natürlich kann, wie früher (§ 7) hervorgehoben wurde, die Hautschicht auch im Dienste des Organismus zur Formation soliderer und bleibender Bildungen dienstbar gemacht werden.

Entsteht die Plasmahaut in besagter Weise, so wird im allgemeinen das anstossende Medium von Einfluss sein, doch ist zur Zeit nicht bekannt, in wie weit etwa desshalb die Grenzschicht gegen Wasser, Salzlösungen, Luft[1]) oder Oel verschiedene diosmotische Eigenschaft annimmt. Diese und anschliessende Fragen drängen sich auf in Bezug auf Zellkern, Chromatophoren[2]) und andere Organe des Protoplasten, sowie auch in Bezug auf Plasmastückchen eines Myxomyceten, die in das Innere des Plasmodiums einer anderen Art aufgenommen sind. Uebrigens führt dieses zu der wichtigen und noch ungelösten Frage, warum nur die Plasmodien derselben Art miteinander verschmelzen[3]), eine Frage, die auch für die sexuellen und andere Vorgänge von höchster Bedeutung ist.

Sind die aufbauenden Stoffe nicht näher bekannt, so haben doch sicherlich Proteinstoffe an der Constitution der Plasmahaut mindestens einen wesentlichen Antheil. Dafür spricht das Erstarren mit verdünnter Säure, mit Quecksilberchlorid, Jod etc., und, soweit sich beurtheilen lässt, ergiebt die so fixirte Haut Reactionen, wie sie für gewisse Proteinstoffe bekannt sind. Durch die Einwirkung von sehr verdünnten Metallsalzen u. s. w. wird ferner die Plasmahaut ohne Verlust der Continuität mehr und mehr permeabel[4]), erfährt also Ver-

---

1) Ueber Gasvacuolen siehe Klebahn, Flora 1895, p. 241 (für Phycochromaceen); Engelmann, Zoolog. Anzeiger 1878, p. 152 u. in Hermann's Handb. d. Physiol. 1879, Bd. I, p. 348 (f. Protozoen).

2) Pfeffer, 1890 l. c., p. 232.

3) Čelakovský, Flora 1892, Ergänzungsbd. 1892, p. 212.

4) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 141; Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 241; de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 508, 529.

änderungen, die mit der Gerinnung oder Fixirung von Proteinkörpern wohl verträglich sind. Natürlich ist die Betheiligung von anderen Stoffen nicht ausgeschlossen, aber ein Oelhäutchen kann die diosmotisch maassgebende Schicht nach obigem Verhalten nicht sein. Gegen diese Ansicht, zu welcher Quincke[1]) übrigens nur durch Uebertragung der Erfahrungen an anderen Objecten auf den Organismus kam, sprechen ausserdem anderweitige physiologische Erfahrungen, wie z. B. die Thatsache, dass die Diosmose nicht von der Löslichkeit des Körpers in Oel abhängig ist.

Historisches. Nachdem Nägeli[2]) zuerst die hohe Bedeutung der eigenthümlichen diosmotischen Verhältnisse der Zelle und speciell des Protoplasten erkannt und hervorgehoben hatte, wurde mit Traube's Entdeckung der semipermeablen Niederschlagsmembranen der Boden für eine correcte Auffassung der Osmose und damit der Eigenheiten der Zelle geebnet. Im Anschluss hieran entwickelte ich[3]) dann, in Verband mit der Betrachtung der Stoffanhäufung, Stoffwanderung und der osmotischen Druckverhältnisse (§ 22, 24) den Vorgang der Stoffaufnahme im wesentlichen in der hier geschilderten Weise. Die aufnehmbaren Anilinfarben gestatteten mir weiterhin mancherlei zu demonstriren und zu präcisiren[4]).

Hand in Hand damit war ich bestrebt, in Bezug auf den Stoffaustausch die functionelle Arbeitstheilung im Protoplasten aufzudecken, der in dieser Hinsicht bis dahin als eine gleichartige und gleichwerthige Masse behandelt worden war. Uebrigens wurde von Anfang an betont, dass von diesen Bestrebungen und Auffassungen, somit auch von der Existenz und der Entstehung der Plasmahaut, die entwickelten Grundzüge der Stoffaufnahme nicht berührt werden.

§ 19. Aufnahme und Ausgabe fester Körper.

Vermöge seiner physikalischen Beschaffenheit besitzt der Protoplast die Fähigkeit, feste Körper passiren zu lassen, ohne dass damit ein Weg für die diosmotische Aufnahme gelöster Substanzen geöffnet wird (§ 17). Von dieser Fähigkeit wird seitens der Plasmodien der Myxomyceten und anderer amöboid beweglicher Gymnoplasten in ausgedehnter Weise Gebrauch gemacht und es genügt, in den Bereich eines Plasmodiums Partikel von Indigo u. s. w. zu bringen, um bald eine reichliche Aufnahme verfolgen zu können (Fig. 7). Bei solchen Versuchen werden alle möglichen Körper, auch Oeltropfen und kleine lebende Organismen aufgenommen und es scheint, dass z. B. bei einem Plasmodium

1) Quincke, Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F. Bd. 35, p. 680 ff. u. ebenda 1894, N. F., Bd. 53, p. 625. Auch durch diese neuere Arbeit Quincke's wird die Sachlage nicht verschoben (vgl. Pfeffer, l. c., p. 246), und es ist natürlich ohne Belang, wenn sich für einen einzelnen diosmirenden Körper etwas Löslichkeit in Oel nachweisen lässt.

2) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 1—35. Vgl. auch Pfeffer, Plasmahaut etc., p. 242 u. 316.

3) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 87; Osmot. Unters. 1877.

4) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 179. — Eine Zusammenfassung und weitere Beobachtungen bei Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890.

von Aethalium oder Chondrioderma die Ausgiebigkeit der Einführung nur von rein mechanischen Momenten abhängt. Die Partikel, die theilweise in Vacuolen gelangen, werden mit den Strömungen im Inneren herumgeführt und gelegentlich immer wieder ausgestossen, so dass bei Aufenthalt in Wasser sich ein Plasmodium nach 1 oder 2 Tagen selbstthätig von diesen Fremdkörpern befreit[1].

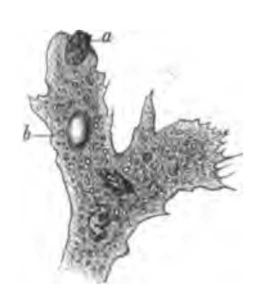


Fig. 7. Stück eines Plasmodiums von Chondrioderma difforme, das bei *a* gerade einen Fremdkörper aufnimmt und im Inneren verschiedene aufgenommene Massen, bei *b* auch einen Oeltropfen enthält ($^{200}/_1$).

In analogem Sinne werden auch bei einem Dermatoplasten Krystalle und andere eingeführte oder künstlich erzeugte Einschlüsse in den Zellsaft oder umgekehrt in das Protoplasma befördert (vgl. Pfeffer, l. c.). Nach Aussen ist solchem Austausch natürlich durch die Zellwand eine Schranke gesetzt, obgleich der Protoplast denselben gestatten würde. Das geht aus dem Eindringen der die Zellwand durchbohrenden Organismen, sowie aus anderweitigen Versuchen hervor, und augenscheinlich handelt es sich auch bei der Oelaufnahme um das Eindringen winziger Tröpfchen (§ 16). Diese Vorgänge, durch welche bei Myxomyceten u. s. w. in mehr oder minder ausgiebiger Weise die zu Nährzwecken ausnutzbaren festen Substanzen in das Innere gebracht werden, erlangen voraussichtlich also unter Umständen auch im Dermatoplasten eine wesentliche Bedeutung. Natürlich wird damit die Beseitigung des Unnöthigen und nicht Ausnutzbaren, d. h. das Ausstossen von Excrementen, nothwendig. In diesem Sinne beginnt also bereits bei den Myxomyceten die bei Thieren übliche Art des Nahrungsgewinnes und in der Reihe der Protozoen kommt es bekanntlich dahin, dass Nahrung nur an bestimmter Stelle aufgenommen oder ausgegeben und dass endlich eine bestimmte Mundöffnung ausgebildet wird. (Pfeffer, l. c. p. 160 und § 65 dieses Buches.)

Bei den Myxomyceten genügt die Bewegungsthätigkeit, um rein mechanisch Fremdkörper einzuführen und auszustossen. Gleiches ist in den mit Zellhaut umgebenen Protoplasten der Fall, die schon wegen der zumeist geringen Mächtigkeit der Plasmamasse im allgemeinen die unnützen Fremdkörper in den Zellsaft zu befördern pflegen. Wenn solches für Calciumoxalat, abgestorbene Plasmapartien u. s. w. zutrifft, so muss andererseits nach den Wechselwirkungen und Ursachen gefragt werden, die es bedingen, dass andere Theile bei allem Wechsel im Inneren des Protoplasmas verharren. Das gilt nicht allein für die eigentlichen Organe, sondern z. B. auch für gewisse Algen, die im Inneren bestimmter Protoplasten symbiotisch leben, während dieselben, ebenso wie die isolirten Chlorophyllkörper, aus einem Plasmodium immer wieder ausgestossen werden. Da Stärkekörner in diesen von gleichem Schicksal betroffen werden, so ist fast mit Gewissheit zu erwarten, dass dieselben bei anderen Protoplasten in den Zellsaft dann ausgestossen werden, wenn ihr Zusammenhang mit den erzeugenden Chromatophoren gelöst ist. (Peffer, l. c. p. 174.)

1) Näheres bei Pfeffer, Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 150; Čelakovský, Flora 1892, Ergänzungsbd. p. 182. Die ältere Lit. findet sich an diesen Stellen u. ebenso ist das nöthige über Cultur und Behandlung der Myxomyceten mitgetheilt. Von neuerer Lit. sei noch hingewiesen bezüglich Amöben auf Dantec, Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, IV, p. 776 u. 1891, Bd. V, p. 170.

Selbstverständlich kann die Aufnahme durch Reize in verschiedener Weise veranlasst oder begünstigt werden. Das geschieht unter anderem, wenn Stoffe anlockend auf ein Plasmodium oder auf einen anderen Organismus wirken, und in diesem Falle ist eine evidente Auswahl der Nahrung möglich[1]).

Andererseits erreichen kleinere Organismen durch ihre eigene Thätigkeit, sei es mit oder ohne Reizlockung, ein Eindringen, also eine Aufnahme in einen Protoplasten. Das geschieht z. B. beim Eindringen von Bacterien, von Pilzen, von Myxamöben, von Plasmodiophora und in diesen und anderen Fällen, so auch bei der Befruchtung mittelst Pollenschlauchs, muss der eingedrungene Körper zur Erreichung des Zieles zunächst sich seinen Weg durch die Zellwand bahnen (vgl. § 65).

In allen Fällen hat die Forschung dahin zu streben, ebenso die Mittel und Wege zur Annäherung, sowie die Ursachen der Aufnahme und des Eindringens aufzudecken, die, ebenfalls verwickelt, unter Umständen auch von besonderen Reizvorgängen abhängig sein können. Es handelt sich hierbei um physiologisch wichtige Verhältnisse, von denen wenigstens einzelne einigermaassen causal aufgeklärt sind und an anderer Stelle in diesem Buche Berücksichtigung finden. Es möge desshalb der Hinweis genügen, dass z. B. durch den Reiz der Apfelsäure die Samenfäden der verschiedensten Farne zu der Eizelle geführt werden, mit der aber nur diejenigen verschmelzen, welche derselben Art angehören. Auch wurde schon (§ 10) darauf hingewiesen, dass dieses Verschmelzen ein wichtiges Problem einschliesst.

§ 20. Wanderung von Zelle zu Zelle.

Zwar ist, wie schon (§. 15) betont wurde, mit dem Getriebe in der einzelnen Zelle das fundamentale Problem des Stoffaustausches verkettet, doch werden, wie allgemein in Geweben, so auch zur Erreichung einer allseitig zureichenden Versorgung verschiedene Mittel und Wege dienstbar gemacht. Demgemäss werden oft Körper in todten Elementarorganen oder in den Zellwandungen auf weite Strecken befördert oder, indem sie von Zelle zu Zelle wandern, nahen oder fernen Zielen zugeführt. Wie solche Vorgänge für die Pflanze dienstbar und nutzbar gemacht werden, davon wird des Näheren in Kap. X zu handeln sein und bei dieser Gelegenheit ist auch auf die mit der Arbeitstheilung verknüpfte Einengung auf bestimmte Bahnen, sowie auf die Ursachen der Wanderung und die Mittel zur Beschleunigung dieser Rücksicht zu nehmen. An dieser Stelle aber handelt es sich nur darum, die Vorgänge des Austausches zwischen zwei benachbarten Zellen in principieller Hinsicht zu beleuchten.

Sofern ein Körper aus einem Protoplasten austritt, um nach Durchwanderung der trennenden Zellwand in den benachbarten Protoplasten aufgenommen zu werden, liegt nur ein Operiren mit den allgemeinen Mitteln des Stoffaus-

1) Ueber solche u. andere Reize wird in Bd. II gehandelt. Beisp. für solche Vorgänge u. a. bei de Bary, Pilze 1884, p. 481 u. s. w. Auch bei d. weissen Blutkörperchen kommt derartiges vor und ebenso wandern auch diese durch Häute.

tausches vor, und das ist auch dann der Fall, wenn erst durch irgend eine gegenseitige Beeinflussung die Möglichkeit und die Bedingungen für solchen Austausch geschaffen werden. Ausserdem fragt es sich aber, ob und in wie weit dem Stoffaustausch die Plasmaverbindungen[1]) dienstbar sind, welche sehr gewöhnlich, ja vielleicht zwischen allen aneinander stossenden Zellen eines Gewebes durch sehr feine Kanälchen in der Zellwand eine lebendige Verbindung herstellen, zuweilen aber auch, wie in den Siebröhren, als mächtigere Stränge entwickelt sind.



Fig. 8. Aus der Rinde von Rhamnus frangula. Nach Fixiren mit Jod, Quellung mit Schwefelsäure und Färben mit Anilinblau treten die Plasmaverbindungen hervor ($^{380}/_{1}$).

Allgemeine physiologische Erwägung lassen für Erreichung und Unterhaltung des harmonischen Zusammenwirkens, sagen wir kurz für die Reizverkettung, eine Continuität der lebendigen Substanz so nothwendig erscheinen, dass man dieselbe fordern müsste, wenn sie nicht schon entdeckt wäre (vgl. § 10). Damit ist aber wohl verträglich, dass die Verbindungen ausserdem noch zum Stofftransport benutzt werden, ja dass sie in concreten Fällen diesem Zwecke vorwiegend oder gar ausschliesslich dienstbar gemacht sind. Dabei habe ich speciell den Transport von Nährmaterialien, Secreten u. s. w. im Auge, denn bei Beförderung von lebendiger Substanz oder von besonderen Reizstoffen arbeiten diese Verbindungsfäden eben im Dienste der Reizverkettungen.

Zur Erreichung einer genügend schnellen Wanderung sind diese Plasmaverbindungen nicht unbedingt nöthig. Denn thatsächlich haben die Plasmaverbindungen mit der Zufuhr der Nährstoffe, sowie mit der Abfuhr der Stoffwechselproducte nach Aussen nichts zu thun und so lehren diese Vorgänge unmittelbar, dass ohne die Plasmaverbindungen die Ausscheidung und die Aufnahme in zureichender Weise möglich ist. Ferner treten z. B. beim Keimen von Zea Mays die mobilisirten Reservestoffe in das nur anliegende Schildchen über (§ 109). Da aber in diesem Falle thatsächlich sogar eine verhältnissmässig schnelle Ueberführung ohne Vermittlung lebendiger Verbindungen stattfindet, so ist klar, dass eine solche Wanderung von Zelle zu Zelle auch im Inneren von Geweben die Stoffe so schnell und so weit befördern kann, als es bei solcher wiederholter Wanderung durch Scheidewände in der Pflanze gebräuchlich ist. Denn es ist wohl zu beachten, dass bei der Speicherungsthätigkeit jeder einzelnen Zelle die Energiepotentiale local erhalten werden und dass demgemäss die Länge der Zellenkette speciell für die Schnelligkeit des Uebergangs von einer Zelle zur angrenzenden Zelle an sich ohne Belang ist (vgl. § 22 u. 108).

Uebrigens vermögen die Zellen gar mancherlei Stoffe, darunter auch Colloide aufzunehmen, und Oele finden sogar ungelöst reichlich ihren Weg durch Zellwand und Plasmahaut (§ 16—19). Weitere Beispiele theilweise sogar für

1) Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1891, p. 1 u. 1893, p. 36); Zimmermann, Sammelreferat in Beiheften z. Bot. Centralbl. 1893, Bd. III, p. 328 u. die dort verzeichnete Lit. Ferner z. B. Wahrlich, Bot. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 368 (Czapek, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1897, Bd. 106, Abth. I, p. 155).

eine ungemein schnelle Aufnahme und Anhäufung sind in § 16 und 22 mitgetheilt. Auch ist z. B. für Anilinfarben direct zu erweisen, dass sie, so schnell als man es erwarten kann, ohne Mithilfe von Plasmaverbindungen von Zelle zu Zelle wandern.

Ein diosmotischer Uebergang vermag also nicht nur den Ansprüchen zu genügen, sondern wird auch thatsächlich in der Stoffwanderung benutzt, in der aber desshalb doch die Plasmaverbindungen eine Rolle spielen können. Das trifft sogar für die Siebröhren zu (§ 106), doch darf man dieserhalb nicht gleiches für die sehr feinen Plasmaverbindungen fordern. In diesen ist freilich trotz des minimalen Querschnitts vermöge einer Druckwirkung oder einer activen Thätigkeit ein Durchwandern möglich und man vergesse nicht, dass lebendige Plasmamassen sogar ohne präformirte Oeffnungen den Weg durch Zellwände finden (§ 19). Es ist auch nicht zu bezweifeln, dass sich zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke Plasmamassen von einer zur anderen Zelle bewegen, doch spricht bis dahin keine Beobachtung dafür, dass allgemein eine Plasmawanderung zur Beförderung der Nährstoffe in eine andere Zelle dient. Wäre dem so, dann müsste bei dem geringen Gesammtquerschnitt eine sehr ansehnliche heraus- und hineinführende Plasmacirculation thätig sein, und für eine solche sowie für eine ausgiebige Beförderung durch Diffusion in der ruhenden Masse der Kanälchen ist schon die Geringfügigkeit der wirksamen Gesammtfläche von Nachtheil[1]).

Zur Erfüllung bestimmter Aufgaben müssen indess oft andere Nachtheile in den Kauf genommen werden und wenn es z. B. darauf ankommt, dass ein Körper innerhalb des Protoplasten von Zelle zu Zelle wandert, so kann ein Transport durch die Verbindungsfäden selbst dann von Vortheil sein, wenn dazu ein grosser Energieaufwand der Pflanze nothwendig ist. So ist z. B. für Algenfäden, Rhizoiden, überhaupt für Zellketten mit leicht durchlässiger Aussenwandung die Gefahr vorhanden, dass ein durch die Zellwand diosmirender Stoff an das umgebende Wasser verloren geht, und diese Gefahr besteht auch dann noch, wenn benachbarte Protoplaste lösliche Stoffe nur an der Berührungsfläche gegen die trennende Querwand ausgeben sollten. In diesem und anderen Fällen muss also jedenfalls ermittelt werden, ob und mit welchen Mitteln ein Stofftransport ohne Verlust ausgeführt wird. Eine solche Gefahr besteht im Inneren von Geweben im Allgemeinen nicht und in diesen scheinen die Stoffe reichlich unter Verlassen des Protoplasten zu wandern. Wie unter solchen Umständen aber doch eine Einengung in bestimmte Zellenzüge möglich ist, soll fernerhin (§ 108) dargethan werden.

Im einzelnen sind unsere Kenntnisse über die Operationen in der Stoffwanderung und speciell über die Bedeutung der Plasmaverbindungen noch recht lückenhaft. In Bezug auf die letzteren sind entscheidende Experimente noch nicht angestellt und wenn einzelne Autoren[2]) die Stoffwanderung allein oder wesentlich durch die Plasmaverbindung gehen lassen, so können diese Ansichten keinen Anspruch auf objective Berücksichtigung aller vorliegenden Thatsachen

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 272.

2) So Kienitz-Gerloff vgl. Zimmermann l. c., p. 331. Bei Kienitz-Gerloff l. c. 1891, p. 49 sind die Ansichten in Betreff der Reizleitung der Verbindungen referirt (Vgl. Pfeffer, Berichte d. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1896, p. 505.)

machen. Da vermuthlich die dünnsten Fäden zur Erhaltung der lebendigen Continuität ausreichen, so deutet vielleicht die Erweiterung der Verbindungskanäle in den Siebröhren darauf hin, dass es auf eine vorwiegende Benutzung für den Stofftransport abgesehen ist.

Auf die morphologischen Verhältnisse haben wir nicht einzugehen und ebenso nicht auf die Frage, in wie weit die Plasmafäden bei der Formation der Zellwand ausgespart werden oder secundären Ursprungs sind[1]. Dass auch letztere Entstehungsweise möglich ist, lehren die Fälle, in welchen sich unzweifelhaft lebendiges Protoplasma seinen Weg durch Zellwände bahnt.

§ 21. Diosmotische Eigenschaften von Cuticula und Kork.

Während überall, sofern es auf ausgiebigen Austausch ankommt, durchlässige Wandungen erhalten bleiben müssen, ist es andererseits von höchster Wichtigkeit, dass die Pflanze auch Zellwände herzustellen versteht, die Wasser oder andere Stoffe schwierig oder kaum passiren lassen. Denn mit Hilfe solcher Wandungen, speciell durch Cuticula und Kork, wird, wo es sein muss, der Austausch mit der Aussenwelt (Transspiration, Wasseraufnahme) entsprechend eingeengt und nöthigenfalls im Inneren eine Absperrung von Geweben erreicht. Näheres über solche Einrichtungen ist bei Betrachtung der bezüglichen Functionen mitgetheilt (§ 30, 38), deren Beleuchtung aber mit den diosmotischen Eigenschaften von Cuticula, Kork u. s. w. zu rechnen hat, die an dieser Stelle in Kürze behandelt werden sollen. Uebrigens ist klar, dass mit zunehmender Undurchlässigkeit der Wandung ein lebendiger Protoplast sich endlich nicht mehr im Inneren der Zelle erhalten kann. Demgemäss sind bekanntlich die allseitig verkorkten Zellen todt und die Gewebe abgestorben, die durch eine Korkschicht abgesperrt sind. Dagegen können die Epidermiszellen am Leben bleiben, deren Verkehr mit den Binnengeweben ungestört erhalten bleibt, während durch die Cuticularisirung der Aussenwand die Transspiration u. s. w. eingeschränkt ist.

Aus der technischen Verwendung sind die physikalischen Eigenschaften des Korkes bekannt, durch die derselbe auch in der Pflanze nutzbar und wirksam wird. In ähnlicher Weise lässt die Cuticula oberirdischer Pflanzentheile Wasser und Wasserdampf mehr oder weniger schwierig passiren, so dass alle Abstufungen bis zu der leicht durchlassenden Cuticula submerser Pflanzen auftreten, die bekanntlich an der Luft sehr schnell welken. Aber auch der Kork ist verschieden permeabel, wie ohne weiteres die sehr ungleiche Imbibitionsfähigkeit demonstrirt[2]. Das bekannte Quellen und Wiederaustrocknen beweist evident, dass selbst der Flaschenkork nicht ganz undurchlässig für Wasser ist. Es kann sich auch immer nur um eine mit der Entwickelung allmählich entstehende Impermeabilität handeln, die günstigsten Falles soweit geht, dass eine

1) Zimmermann, l. c., p. 330.

2) Vgl. Wiesner u. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1889, Bd. 98, Abth. I, p. 707.

Pflanze durch eine dicke Cuticula nur sehr wenig, durch eine mehrschichtige Korklage nahezu kein Wasser verliert, bezw. aufnimmt (§ 30, 38).

Diese Eigenschaften werden in analoger Weise wie beim Wachspapier durch eine mehr oder weniger weit gehende Imbibition mit wachs-, fett- oder harzartigen Stoffen erreicht. Wenn sich ein Ueberzug von Wachs ausbildet, so wird das Blatt in bekannter Weise nicht benetzt und die Bedingungen für Aufnahme von flüssigem Wasser werden dann erst mit Herstellung der Benetzung geschaffen.

Die Steigerung der Impermeabilität der Cuticula mit starker Inanspruchnahme der Pflanze durch Transspiration, die Formation und die Regeneration der Cuticula an Aussenflächen sind sprechende Zeugnisse für die regulatorische Lenkung der Bildung und Ausbildung[1]). Nicht minder wird die Entstehung des Korkes Hand in Hand mit dem normalen Entwickelungsgang eingeleitet oder erst durch Verwundungen etc. veranlasst.

Mit der Durchlässigkeit für Wasser nimmt gleichzeitig die Permeabilität für gelöste Körper mehr und mehr ab und so ist die Cuticula zuweilen gleichzeitig für Wasser und für gelöste Stoffe nahezu undurchlässig. Doch kann natürlich auch der Durchgang von Wasser relativ ansehnlicher gehemmt werden, wie das für eine Kautschuk- oder Oellamelle (Wachspapier) zutrifft, die, wenn auch langsam, Alkohol, Kohlensäure und Sauerstoff auch dann noch durchlassen, wenn eine nahezu völlständige Impermeabilität für Wasser erreicht ist. Wenn ferner durch eine schwach transpirirende Cuticula die in der Luft dünn gesäete Kohlensäure nicht mehr genügend den Weg findet, um Stärkebildung in den Chlorophyllkörpern zu gestatten (§ 57), so kann doch durch eine solche immerhin der für die Athmung nöthige Gasaustausch unterhalten werden (§ 29, 30).

Modificationen der Permeabilität werden ferner durch andere Imprägnationen[2]) oder durch Qualitätsänderungen der Membranen erzielt (vgl. § 14). So wird durch das Absterben der nicht verkorkten Zellen der Transspirationsschutz in der Rinde gesteigert und bei der Herstellung der schwierigeren Permeabilität alter Holzzellen scheint vielfach das Holzgummi mit zu wirken. Indess ist noch näher zu ermitteln, wie es kommt, dass die functionirenden Tracheen und Tracheiden nur schwierig Luft durchlassen (§ 32).

Mit der Dicke der Membran wird sachgemäss der Durchgang zeitlich verlangsamt. In diesem Sinne wirken ebenfalls Gallert- und Schleimhüllen, durch die übrigens, wie die Plasmolyse lehrt, bei Algen, Wurzelhaaren u. s. w. gelöste Stoffe ähnlich wie durch eine Leimgallerte passiren[3]). Wie letztere, so werden allerdings mit dem Eintrocknen auch solche Hüllen eine weitgehende Hemmung der Transspiration erzielen können. Uebrigens sind derartige Hüllen geneigt, gewisse Stoffe zu fixiren, und vielleicht wird ihre Permeabilität gelegentlich durch Bildung von Niederschlagsmembranen von Eisen-, Kalkverbindungen u. s. w. stark beeinflusst, denn durch einen solchen Vorgang wird u. a. auch erreicht, dass

---

1) Kohl, Transspiration 1886, p. 113; Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 30, p. 116 (vgl. § 38).

2) Ueber den Einfluss der Verkieselung siehe Kohl, Kalksalze und Kieselsäure i. der Pflanze 1889, p. 228.

3) Vgl. dazu Schilling, Flora 1894, p. 351; Walliczek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893 Bd. 25, p. 273.

Eisenchlorid gegen gewöhnliches kalkhaltiges Wasser nicht durch eine Thierblase diosmirt.

Quellung und Transspiration beweisen, wie schon gesagt, dass kein Kork und keine Cuticula absolut impermeabel für Wasser ist. Demgemäss lässt sich selbst durch eine dünne Korkschicht einer Kartoffel oder durch die dicke Cuticula des Blattes von Ilex, Prunus laurocerasus etc., jedoch sehr langsam, etwas Wasser saugen, wenn man Kalisalpeter oder Kalisulfat auf eine benetzte und angefeuchtete Stelle bringt [1]). Da die Energie, mit der hierbei das Wasser durch die Wand getrieben wird, bei Wirkung einer gesättigten Salpeterlösung einem Drucke von ungefähr 70 Atmosphären entspricht, so ist schon dieserhalb wohl zu verstehen, dass von verschiedenen Autoren [2]) bei Verwendung eines relativ sehr schwachen Druckes eine merkliche Filtration von Wasser durch dünne Korklamellen nicht beobachtet wurde.

Der osmotische Durchgang von Salzen lässt sich aus der Erzielung von Plasmolyse entnehmen, aus deren Verlauf sich ergiebt, dass im allgemeinen die Cuticula der in Luft befindlichen Pflanzentheile viel schwieriger permeabel ist als die submerser Pflanzentheile. Ebenso ist aus dem Erfolg an durchschnittenen Haaren zu ersehen, dass das Salz viel schneller durch die nicht cuticularisirte Querwand tritt, und das gleiche ergiebt sich bei Verwendung der Staubfadenhaare von Tradescantia oder der Tentakeln des Blattes von Drosera aus dem Vorrücken der Reaction, die in dem gefärbten Zellsaft durch verdünntes Ammoniak hervorgerufen wird [3]). Nach alledem ist es nicht nöthig, Versuche näher zu besprechen, durch welche die Aufnahme einiger anderer Salze durch die Cuticula von Blättern u. s. w. in anderer Weise dargethan wurde [4]). Ueber die Aufnahme von Wasser, welche durch das Zerplatzen gewisser Pollenkörner demonstrirt wird, ist noch in § 22 zu handeln [5]).

Auf Bildung, Verbreitung, sowie auf besondere Eigenheiten des Korkes, der Cuticula und der Cuticularschichten bei verschiedenen Pflanzen kann hier nicht eingegangen werden [6]). Nach den vorliegenden Untersuchungen spielen unter den imprägnirenden Substanzen Glycerinester von Stearinsäure, Palmitinsäure, Phloronsäure, Suberinsäure eine hervorragende Rolle. Dabei handelt es sich zum Theil um Verbindungen, die in Chloroform, Aether u. s. w. nicht löslich

---

1) Büsgen, Honigthau 1891, p. 26 hat bei seinen Einwänden augenscheinlich die Bedeutung einer Benetzung und jedenfalls die gewaltige Intensität der osmot. Energie übersehen. Vgl. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 266. — Ueber Benetzbarkeit vgl. u. a. Lehmann, Molecularphysik 1889, Bd. 2, p. 106.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 238; Eder, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1873, Bd. 72, Abth. I, p. 258; Zacharias, Bot. Zeitung 1879, p. 644.

3) Pfeffer, Osmotische Unters. 1877, p. 199. In Bezug auf Anilinfarben siehe Pfeffer, Unters. aus d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 201.

4) Boussingault, Agronom., Chim. agricol. et Physiol. 1878, Bd. 6, p. 364; Wille, Beiträge z. Biologie Cohn's 1887, Bd. 14, p. 314; Burgerstein, Uebersicht über d. Unters. über die Wasseraufnahme durch Blätter 1891 (Separatab. aus d. Jahresb. des Leopoldstädter Gymnasiums in Wien).

5) Ueber die Schutzscheiden in Geweben vgl. Schwendener, Die Schutzscheiden u. ihre Verstärkungen 1882, p. 6.

6) Vgl. z. B. de Bary, Vgl. Anatom. 1877, p. 77 u. 114; Zimmermann, Pflanzenzelle 1887, p. 147; Mikrotechnik 1892, p. 146; Tschirch, Pflanzenatomie 1889, p. 177; E. Weiss, Beiträge z. Kenntniss d. Korkbildung 1890 (Denkschr. d. Regensburger Bot. Gesellsch.). Ueber Lebensdauer der Korkzellen siehe Köppen, Das Verhalten d. Rinde unserer Laubbäume 1889, p. 180. (Nova Acta d. Leopoldin. Akad.).

sind, die aber durch Kali verseift werden[1]). Diese bei ungleicher Temperatur schmelzbaren Körper bedingen, wie § 13 mitgetheilt wurde, die Doppelbrechung der Cuticula.

§ 22. Das quantitative Wahlvermögen.

Jede Pflanze und jede Zelle hat specifische Bedürfnisse und diesen entsprechend wird von dem einen Körper viel, von dem anderen wenig oder gar nichts in den Stoffwechsel gerissen. So lassen die meisten Pflanzen den Stickstoff, die chlorophyllfreien auch die Kohlensäure der Luft unbenutzt, während sie reichlich Sauerstoff consumiren. Ganz ebenso werden auch die in einer Nährlösung gebotenen Stoffe nur nach Maassgabe der Verarbeitung beschlagnahmt und so kann unter Umständen ein in Menge vorhandener Körper unberührt bleiben, während ein nur spärlich gebotener bis auf die letzte Spur aufgebraucht wird. Die einfachste, wie die höchste Pflanze trifft also stets eine Auswahl, die unter allen Umständen von der Lebensthätigkeit abhängt und durch diese in specifischer Weise regulatorisch gelenkt wird, gleichviel ob es sich um nothwendige oder um entbehrliche Körper handelt.

Im Princip ist es natürlich einerlei, ob die ausgewählten Stoffe als aufbauende oder als magazinirte Körper in der Pflanze zurückgehalten oder ob sie als nicht weiter zu verwendende Producte des Stoffwechsels in anderer Form und Bindung der Umgebung zurückgegeben werden und zurückgegeben werden müssen. Denn der Sauerstoff wird z. B. bis auf die letzte Spur aus einer abgegrenzten Luftmenge entfernt, obgleich er mit der Kohlensäure wieder vollständig exhalirt wird, und von den Zuckermengen, die ein Pilz oder eine Hefezelle der Nährflüssigkeit entreisst, kehren erhebliche Mengen in Form von Kohlensäure, Oxalsäure, Alkohol in die Umgebung zurück.

Das Wahlvermögen kommt also stets klar zum Ausdruck, mögen wir unser Augenmerk auf die in der Umgebung hervorgebrachte Veränderung oder auf die in der Pflanze zurückgehaltenen Stoffe richten. In letzterem Falle tritt die auswählende Thätigkeit sehr anschaulich hervor, wenn die in der Pflanze angesammelten Aschenbestandtheile mit der Zusammensetzung der dargebotenen Lösung verglichen werden. Man bemerkt dann, dass die Pflanze aus gewöhnlichem Wasser, das eine sehr verdünnte Lösung ist, sehr grosse Mengen feuerbeständiger Bestandtheile in sich ansammelt und dass die einzelnen Elemente in einem ganz anderen Verhältniss gespeichert werden, als sie in der Lösung geboten waren. Nicht minder geht aus der massenhaften Production organischer Nahrung in der grünen Pflanze hervor, dass die Pflanze es auch dann versteht mit der Zeit gewaltige Mengen eines Körpers zu gewinnen, wenn derselbe, wie die Kohlensäure in der Luft jederzeit nur in sehr grosser Verdünnung zur Verfügung steht.

Dieses Wahlvermögen und Speichern wird sehr anschaulich durch Anilin-

1) Gilson, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 111; Flückiger, ebenda 1892, Bd. 50, p. 90; Wisselingh, ebenda 1895, Bd. 62, p. 284.

farben demonstrirt (vgl. § 16), weil die Färbung gestattet, den Verlauf und den Ort der Aufnahme, resp. der Anhäufung direct zu verfolgen. Wie schon hervorgehoben wurde, dringt u. a. Methylenblau zwar in alle Zellen ein, bringt es aber nur dann zu einer Anhäufung, wenn es mit einem oder einigen der Bestandtheile des Zellsaftes einen Niederschlag bildet oder eine nicht exosmirende lösliche Verbindung eingeht. Letzteres ist z. B. der Fall in den Wurzeln von Lemna minor, in deren Epidermiszellen der Farbstoff im Laufe von 1 bis 3 Stunden eine Concentration von 1 Proc. erreichen kann, während die dargebotene Flüssigkeit nur 0,001 Proc. Methylenblau enthält. Demgemäss ist in dieser Zeit in den Zellsaft soviel Farbstoff eingeführt und zurückgehalten, als in einer 1000mal grösseren Menge der Aussenflüssigkeit vorhanden ist[1]).

Aber auch dann, wenn die umgebende Flüssigkeit in 100 Millionen Theilen nur 1 Theil Methylenblau enthält, wird in Lemna im Laufe einiger Tage die gekennzeichnete Speicherung erreicht, sofern die Flüssigkeitsmenge genügend Substanz darbietet, bezw. in der Aussenflüssigkeit der Gehalt an Farbstoff constant erhalten wird. Freilich speichert die einzelne Zelle absolut nur wenig, da sie weniger als 0,001 mgr wiegt, aber eine Summe von Zellen im Gewicht von 1 mgr nimmt bei der besprochenen Speicherung ungefähr soviel Farbstoff auf, als in 1 Liter der so verdünnten Aussenflüssigkeit enthalten ist, und erst 100 Liter dieser enthalten also die Farbstoffmenge, die 100 mgr Zellen zu speichern vermögen.

In analoger Weise vermag sich die Pflanze aus sehr verdünnten Lösungen, sofern diese nicht erschöpft werden, in genügendem Maasse mit Kalium, Phosphorsäure und anderen Stoffen zu versorgen. Einer begrenzten und substanzarmen Flüssigkeitsmenge können demgemäss die ebengenannten Stoffe[2]), sowie Methylenblau und andere Körper völlig entzogen werden, und ebenso vermögen lebende Pflanzen einer abgesperrten Luftmenge die letzten Spuren von Sauerstoff zu entreissen.

Solche auswählende Ansammlung wird nicht allein von der lebenden Pflanze, sondern stets erreicht, sobald irgend ein zugeführter Körper gebunden wird. So wird in der That der Luft durch Kalilauge die Kohlensäure noch schneller entrissen als durch die gleichgrosse Oberfläche eines im Sonnenlicht assimilirenden Blattes, und in einem Gerbsäuretröpfchen, das sich in einer Lösung von flüssigem Leim mit einer Niederschlagsmembran umkleidet hat, wird das in der Leimlösung gebotene Methylenblau aus gleichen Gründen gespeichert, wie in einer Gerbsäure führenden lebenden Zelle.

Zur Demonstration der Ansammlung eines Stoffes in einer Zelle kann man die Fällung von Kupfer durch Zink benutzen. In ein Glasrohr, das beiderseitig mit Pergamentpapier oder Leinwand verbunden ist, bringe ich zu diesem Zwecke eine Spirale aus Zinkblech und hänge den mit Wasser gefüllten Apparat in eine stark verdünnte Lösung von Kupfervitriol (Fig. 6). Die in die Flüssigkeit als

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 198.

2) Beispiele bei Knop, Versuchsstation 1865, Bd. 7, p. 93 u. Ber. d. sächs. Gesellschaft d. Wissensch. zu Leipzig 1875, I, p. 76; Nobbe u. Siegert, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 12. Bei Pilzculturen wird ferner Zucker u. s. w. gänzlich aufgezehrt. — Ueber die Deckung von Stoffen vgl. § 67.

Zinksulfat zurücktretende Schwefelsäure demonstrirt zugleich, dass ein Theil der Umsetzungsproducte nach aussen diosmirt.

Ueber die Demonstration der Speicherung mit Hilfe von Anilinfarben siehe p. 79.

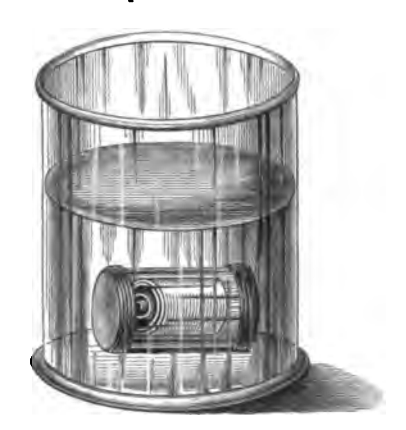


Fig. 9.

Wenn man bei einer Verdünnung von 1 : 10 Millionen schon nach kurzer Zeit eine merkliche Färbung durch Methylviolett und weiterhin eine Schädigung beobachtet[1]), so ist ganz natürlich, dass die viel giftigeren Metallsalze noch bei grösserer Verdünnung tödtliche Wirkungen ausüben. Thatsächlich wurde von Nägeli[2]) als Ursache solcher oligodynamischen Erscheinungen und der Giftigkeit des gewöhnlichen destillirten Wassers ein Gehalt an Kupfer oder anderen Metallen erkannt und z. B. constatirt, dass ein Theil Kupfer auf 1000 Millionen Wasser noch tödtlich auf einen einzelnen Faden von Spirogyra wirkt. Mit zunehmender Zahl der Pflanzen muss diese schädliche Wirkung einer begrenzten Wassermenge unvermeidlich aufhören, weil mit der Vertheilung der im Ganzen vorhandenen Metallmenge auf eine grosse Zahl von Zellen der zur Schädigung nothwendige Schwellenwerth in der einzelnen Zelle nicht mehr erreicht wird. Sofern dieser (was real nicht zutrifft) von dem zeitlichen Verlauf der Ansammlung ganz unabhängig, also nur von der endlichen Ansammlung eines gewissen Quantums abhängig sein sollte, würde bei Darbietung einer genügend grossen Wassermenge schliesslich eine jede noch so weit getriebene Verdünnung schädlich werden müssen.

Die entgiftende Wirkung von Erde u. s. w. ist die natürliche Folge der Absorptionsvorgänge, die in der Natur überhaupt eine sehr grosse Rolle spielen (§ 28). Ebenso ergiebt sich als Folge der Adsorptionswirkung der Glaswandungen, dass ein Glas, welches Lösungen von Kupfer oder Anilinfarben enthielt, selbst nach wiederholtem Ausschwenken mit reinem Wasser, dem nunmehr eingefüllten Wasser die Wirkung einer verdünnten Lösung der genannten Stoffe verleiht. Da die Gegenwart der Anilinfarben durch die Speicherung direct sichtbar wird, so ist ein solcher Versuch mit Methylenblau oder Methylviolett eine sehr gute Mahnung, dass bei physiologischen Versuchen mit peinlichster Sorgfalt auf Reinlichkeit und Reinigung gesehen werden muss. In Folge des ausgezeichneten Sammelvermögens wird es auch um so schwieriger, Eisen, Kalium u. s. w. auszuschliessen, je mehr die Menge der Culturflüssigkeit zunimmt und die der Ernte abnimmt.

Zur Erzielung des physiologischen Wahlvermögens reichen somit die diosmotischen Eigenschaften in Verband mit den Umwandlungen aus, welche der

---

1) Pfeffer, l. c., p. 251.

2) Nägeli, Oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen 1893 (Denkschr. der schweizerisch. Naturf.-Gesellsch. Bd. 33). Ueber den Einfluss ungleich schneller Wirkung auf die Art und Weise des Absterbens wird in Bd. II (Kap. Schädliche u. tödtliche Einwirkungen) gehandelt werden. Israel, Archiv f. pathol. Anatomie 1897, Bd. 147, p. 293.

eingedrungene Körper in der Zelle oder irgendwo in der Pflanze erfährt. Die diosmotische Qualität entscheidet zunächst darüber, ob ein Körper in das Innere der Pflanze, sei es bis in das Innere der Zelle oder nur bis in die Zellwand seinen Weg findet, resp. sich aus einer Zelle in die Umgebung bewegt. Trifft dieses zu, dann wird von dem fraglichen Körper unbedingt so lange aufgenommen, resp. ausgegeben, bis der osmotische Gleichgewichtszustand erreicht ist. Dahin kommt es aber nicht, wenn der Körper dauernd umgesetzt oder auf andere Weise beseitigt wird, und in diesem Falle können schliesslich aus der verdünntesten Lösung die letzten Spuren eines Stoffes in die Pflanze eingeführt werden.

In der Pflanze wird also die Ursache zur Anhäufung eines Körpers durch irgend eine Stoffumwandlung herbeigeführt, die aus der Pflanze austretenden Stoffe aber werden durch das umgebende Medium entfernt, und der Austritt der in der Pflanze entstandenen Kohlensäure oder des in einer Hefezelle gebildeten Alkohols wird so lange anhalten, als eine Anhäufung dieser Stoffe in der umgebenden Luft oder Flüssigkeit verhindert ist. Wie aus der ganzen Pflanze, bewegen sich auch die in einer Binnenzelle entstehenden diosmirenden Körper wie von einem Abstossungscentrum hinweg, so lange unter den obwaltenden Verhältnissen Bewegungsursachen durch Diffussion, Imbibition und Diosmose gegeben sind, und bei der Stoffwanderung der innerhalb der Pflanze producirten Körper sind, ebenso wie hinsichtlich der von Aussen aufgenommenen Körper, Stoffumwandlungen die Ursache, welche in erster Linie die dauernde Fortbewegung eines Körpers nach bestimmten Orten hin veranlassen. Solche Stoffumwandlungen können tiefergreifende Stoffmetamorphosen oder auch Vorgänge sein, welche die Natur des sich ansammelnden Körpers nur wenig verändern. Denn es genügt, dass ein Körper sich innerhalb oder ausserhalb einer Zelle unlöslich ausscheidet oder eine aus der Zelle nicht diosmirende lösliche Verbindung eingeht. Auch dann, wenn eine Anhäufung gar nicht stattfindet, kann die Pflanze oder eine einzelne Zelle ein Anziehungscentrum für einen diosmirenden Körper sein, indem ein solcher sich dauernd in eine Zelle bewegt, sofern in dieser ein lösliches Product entsteht, das durch Diosmose aus der Zelle wieder entfernt wird. Solche Entfernung kann bei geeigneter Stoffmetamorphose auch nur einen Theil der eingetretenen Stoffmenge treffen, während ein anderer Theil in der Zelle zurückbehalten wird, ein Fall, für welchen ebenfalls bereits Beispiele angeführt sind.

Dass häufig die Bildung unlöslicher Körper die Ursache der Stoffanhäufung wird, dafür liefert die Entstehung und das Wachsthum von Zellhäuten, Stärkekörnern, Krystallen von Calciumoxalat u. s. w. schöne Beispiele. Die gelösten Stoffe aber, die (wie Zuckerarten, Salze organischer Säuren, Salpeter u. s. w.) in die Umgebung nicht übertreten, befinden sich in der Zelle jedenfalls in einer nicht diosmirenden Form und müssen unter obigen Voraussetzungen in anderer Verbindung die Plasmahaut durchwandert haben. Mit der Reaction auf einen reducirenden Zucker oder auf Salpetersäure ist ohnehin, wie schon betont wurde (§ 16), die in der Zelle bestehende Verbindung um so weniger gekennzeichnet, als es sich um eine sehr lockere Vereinigung handeln kann, die möglicher Weise nur bei den in der Zelle gebotenen Mischungen und Bedingungen beständig ist[1]).

---

1) Pfeffer, l. c., p. 309.

Alles das gilt ebenso für die nicht nothwendigen Körper, die zuweilen in erheblicher Menge aufgenommen und gespeichert werden. Für die Anilinfarben wurde in der That nachgewiesen, dass alle Speicherung von der Formation einer nicht diosmirenden Verbindung abhängt. Gleiches muss unter anderem bei den in der Pflanze vorhandenen löslichen Natriumverbindungen der Fall sein, während die oft reichliche Menge von Kieselsäure der Zellhaut unlöslich eingelagert zu sein pflegt.

Sofern der Austausch diosmotisch vermittelt wird, ist die Anhäufung (oder Ausgabe) unbedingt von den gekennzeichneten Bedingungen abhängig, gleichviel wie im näheren die Diosmose zeitweilig oder dauernd erreicht und ermöglicht wird. Die Durchwanderung wird dann immer durch dieselben Molecularkräfte vermittelt, die überhaupt die Diosmose bedingen. Das ist auch dann noch der Fall, wenn eine Anhäufung etwa dadurch zu Stande kommt, dass vermöge der Beschaffenheit der Plasmahaut die anprallenden Molecüle eines Stoffes nur in einer Richtung passiren, also z. B. in die Zelle, aber nicht wieder herausgelangen (§ 16).

Eine Anhäufung könnte indess auch erreicht werden, indem ein nicht diosmirender Körper durch irgend eine Bewegungsthätigkeit oder besondere Action, also durch einen auf den speciellen Zweck berechneten Energieaufwand, in das Innere des Protoplasten (oder nach Aussen) geschafft wird (§ 16). Liegen zur Zeit keine Thatsachen vor, welche eine Anhäufung auf diesem Wege oder durch Vermittelung einer einseitig durchlässigen Plasmahaut fordern (es gilt das auch für die Aufnahme von Oel), so muss es doch eher wahrscheinlich dünken, dass der so vielseitig arbeitende Organismus in concreten Fällen sich zur Erreichung seiner Ziele solcher besonderen Mittel bedient, sei es, um Stoffe in eine isolirte Zelle, oder in Geweben von einer zur anderen Zelle zu schaffen.

Durch eine active Bethätigung des Organismus wird indess der Austausch in allen Fällen gelenkt und regulirt. Denn schon die Formation der Plasmahaut und die Modificationen ihrer diosmotischen Eigenschaften sind Werke des lebendigen Organismus, von dem ebenso die intracellularen oder extracellularen Umsetzungen abhängen, welche die Speicherung oder Exosmose bedingen. In solchem Sinne hat auch der Organismus für die Stoffe gesorgt, durch deren Anwesenheit die Speicherung von Anilinfarben oder anderer Körper verursacht wird[1].

Mit der entsprechenden Benutzung und Combination solcher Mittel vermag die Pflanze alles mögliche zu erreichen, somit den verschiedenen an sie herantretenden Anforderungen gerecht zu werden und bei Betrachtung von Stoffmetamorphosen, Stoffwanderung u. s. w. werden wir oft sehen, wie in Verband mit den aufzuführenden Operationen auch osmotische Vorgänge, Speicherung u. s. w. regulatorisch gelenkt werden. Bei der Verkettung des Gesammtgetriebes ist es selbstverständlich, dass die im Dienste des Organismus nutzbaren osmotischen Operationen mit dem Entwickelungsgang und den äusseren Einflüssen in der mannigfachsten Weise, direct und indirect in Mitleidenschaft gezogen und modificirt werden.

Die Fähigkeit der Zelle, gewisse Stoffe zurückzubehalten, andere aber ab-

1) Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 290, Studien zur Energetik 1892, p. 268.

zugeben, ist überhaupt von fundamentaler Bedeutung. Abgesehen davon, dass ohne die fortwährende Entfernung der Endproducte des Betriebsstoffwechsels (Kohlensäure oder auch Alkohol u. s. w.) die Thätigkeit der Pflanze bald eine Grenze erreichen müsste, wird durch die dauernde diosmotische Entfernung eines Productes sehr oft nach dem Princip der Massenwirkung die Fortführung einer zunächst nur partiellen und unmerklichen Reaction bis selbst zur totalen Zersetzung erzielt.

Das lässt sich wiederum sehr schön mit Hilfe des gespeicherten Methylenblaus etc. darthun, das sich bei Aufenthalt in Wasser, z. B. bei Lemna und Azolla, dauernd in der Zelle erhält, dagegen in ein bis einigen Tagen herausgelockt wird, wenn man einige der Objecte in eine grosse Menge Wasser bringt, das 0,01 Proc. Citronensäure enthält[1]. Die eindringende Säure würde es mit der Zersetzung eines kleinen Bruchtheils z. B. des gespeicherten gerbsauren Methylenblaus bewenden lassen, wenn nicht die winzige Menge des entstandenen citronensauren Salzes fortwährend diosmotisch in die unendlich grosse Wassermenge entführt würde. In der Continuität dieses Processes wird mit der Zeit die völlige Entfernung des Farbstoffes erreicht, während der Gerbstoff in der Zelle zurückbleibt, die dieserhalb jederzeit von neuem Methylenblau zu speichern vermag. Durch eine Production von Säure vermag also die Pflanze selbstthätig eine Entfernung des Farbstoffs herbeizuführen (wie es z. Th. bei Spirogyra der Fall ist) und einen solchen Erfolg müssen auch diejenigen äusseren Eingriffe haben, die eine entsprechende Säurebildung in der Pflanze veranlassen.

Unter analogen Bedingungen würde ebenso eine schwache Säure das gespeicherte Salz einer starken Säure unbedingt völlig zersetzen, wie denn überhaupt nach chemischen Gesetzen eine partielle Reaction durch continuirliche Fortschaffung eines der Producte — gleichviel ob auf diosmotischem oder auf anderem Wege — bis zur totalen Zersetzung durchgeführt werden kann. Derartige Reactionen spielen aber, worauf ich[2] wiederholt nachdrücklich hinwies, in dem Stoffwechsel und in der regulatorischen Lenkung dieses, eine eminent hervorragende Rolle. Mit diesem Princip ist um so mehr vielerlei zu erreichen, als es im Dienste des lebenden Organismus, in Verband mit anderen Factoren und Reizverkettungen, in mannigfachster Weise dienstbar gemacht ist. Zudem sind in der Zelle, in diesem Complex von Organen und getrennten Laboratorien, besondere Einrichtungen und Fähigkeiten vereint und schon die geringe Grösse des Ganzen und der Theile ist ein Moment, das sicherlich für die Einleitung und durch Begünstigung des Austausches für die Fortführung von Reactionen von hoher Bedeutung ist (vgl. § 12, 93).

Mit Rücksicht auf die verhältnissmässig sehr grosse Oberfläche ist bei Hefezellen oder Bacterien nicht einmal eine besonders schnelle Diosmose nothwendig, um den mit der Gährung verknüpften ansehnlichen Stoffaustausch durchzuführen

1) **Pfeffer**, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 286. Am besten eignet sich zu dem Versuche Lemna minor.

2) **Pfeffer**, Osmotische Unters. 1877, p. 163; Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 293: Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge 1889, p. 463 (vgl. § 93). — Chemisches vgl. **Ostwald**, Grundriss d. allgem. Chemie 1890, II. Aufl., p. 316 u. Loth. **Meyer**, Die modernen Theorien d. Chemie 1884, 5. Aufl., p. 482. In diesem Buche p. 508, 517, ist auch die relative Avidität verschiedener Säuren zusammengestellt.

(§ 102). Die Ausgiebigkeit des diosmotischen Austausches wird aber natürlich durch physikalische Momente in hohem Grade beeinflusst. So wirken z. B. begünstigend Schnelligkeit der Imbibition und Diosmose, die Menge des Gebotenen und allgemein der Unterhalt einer möglichst ansehnlichen Concentrationsdifferenz zu beiden Seiten der Membran, denn durch diesen Potentialunterschied wird Diffusion und Diosmose bedingt und regulirt.

Für die Schnelligkeit des diosmotischen Austausches ist es desshalb ganz wesentlich, dass ein Körper sogleich nach Durchwanderung der Membran weiter in die Zelle oder in das umgebende Medium fortgeführt wird. Mit Hülfe mechanischer Bewegung ist das viel schneller zu erreichen, als allein durch Diffusion. Diese vermag gar nicht das Bedürfniss der Zelle zu befriedigen, wenn das zu erwerbende Stoffquantum in mässiger Zeit aus einem grossen Quantum von Luft oder aus einer verdünnten Flüssigkeit geschöpft werden muss. Denn durch die Diffusion allein wird sogar das schnell diffundirende Chlornatrium so langsam befördert, dass es 319 Tage bedarf, um aus einer 10 proc. Lösung 1 mgr Substanz auf die Entfernung von 1 m zu bewegen, und zur Erreichung des gleichen Zieles würde für Eiweiss ein Zeitraum von ungefähr 14 Jahren nothwendig sein[1]).

Dementsprechend wird die Speicherung von Methylenblau bei völliger Ruhe der sehr verdünnten Flüssigkeit sehr verlangsamt, während die Mischungsbewegungen, wie sie unter normalen Verhältnissen in einem Zimmer durch leichte Erschütterungen, Temperaturdifferenzen u. s. w. erzielt werden, schon ausreichen, um ohne einen besonderen Energieaufwand von Seite der Pflanze eine ziemlich schnelle Versorgung der Pflanze zu erzielen. In der Natur ist im Allgemeinen immer für eine zureichende mechanische Mischung in der Luft, im Wasser, ja selbst im Bodenwasser gesorgt. Ohne solche Mischungen, die überhaupt im Naturhaushalt für den Ausgleich von Differenzen unerlässlich sind, würden thatsächlich die grünen Blätter nicht schnell genug die genügende Kohlensäure aus dem Luftmeer, die Wurzeln nicht die erforderliche Menge Phosphorsäure und Salpetersäure aus einem reinen Quellwasser gewinnen.

Im Inneren der Zelle wird, selbst bei submersem Leben, wohl immer durch Temperaturschwankungen, durch aufgedrängte und durch die von der eigenen Thätigkeit herrührenden Bewegungen in zureichender Weise für Mischungsbewegungen gesorgt. Das dürfte durchgehends erst recht der Fall sein in den in die Luft ragenden Pflanzen, in denen zudem die mit der Transspiration verknüpfte Wasserbewegung direct und indirect mitwirkt. Thatsächlich ist diese Wasserbewegung bedeutungsvoll, um auch in todten Elementarorganen gelöste Körper auf weite Strecken und bis in die Krone eines Baumes zu befördern

---

1) Stephan, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. 2, p. 214. Weiteres siehe bei Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 697 u. Winkelmann, Handb. d. Physik 1891, Bd. 1, p. 604. Ueber die physiol. Fragen siehe Pfeffer, Energetik 1892, p. 268. Da die Diffusion in Gallerten so schnell erfolgt als in Wasser, so empfiehlt es sich zu Demonstrationszwecken, Glascylinder mit Gelatingallerte zu füllen und das Fortrücken von aufgegossenen Farbstofflösungen, z. B. Indigo, zu verfolgen. Versetzt man die Gelatine mit etwas Phenolphtalein und Natroncarbonat, so lässt sich die Diffusion von Salzsäure (resp. umgekehrt von Natroncarbonat) demonstriren (vgl. Ostwald, l. c., p. 687). Natürlich sind auch Agar- od. Kieselsäuregallerte für diesen Zweck verwendbar. Ueber die langsame Diffusion einiger Anilinfarben siehe Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 302.

Kap. X). Ausserdem wird durch eine einseitige Wasserbewegung auch die Durchwanderung von Zellen beschleunigt, jedoch kann auf solche Weise kein Eintritt für einen nicht diosmirenden Körper erzwungen werden.

In dem besagten Sinne wirken natürlich alle Mischungsbewegungen und so auch die Protoplasmaströmungen, durch welche in sichtbarer Weise ein sehr wirksames Fortführen und Mischen stattfindet, das für concrete Fälle sogar nothwendig sein mag, um einen ausreichenden Stoffaustausch zu erzielen. Für diesen Zweck sind indess die Plasmaströmungen nicht allgemein erforderlich, denn sie sind thatsächlich in vielen Pflanzen, auch in den Wanderbahnen, nicht merklich thätig[1]). Auch sind sicherlich und nachweislich die anderen auf mechanische Mischung hinarbeitenden Momente zureichend, um ein eintretendes Stofftheilchen mit einer zureichenden Schnelligkeit hinweg und bis an das andere Ende einer Zelle zu befördern. Dieser Weg dürfte also zumeist keine ansehnliche Zeit in Anspruch nehmen, und es ist wichtig, dass bei der Durchwanderung von Zellenzügen die auf die Zellwand fallenden Wegstrecken nur kurz sind. Uebrigens werden bei der Durchwanderung der Zellwände, selbst bei Mangel einseitiger Wasserbeförderung, die mechanischen Mischungsbewegungen in- und ausserhalb der Zelle sehr gewöhnlich begünstigend mithelfen.

Historisches. Mulder[2]) dürfte wohl zuerst das quantitative Wahlvermögen aus dem Zusammenwirken von Diosmose und Stoffumwandlung in der Pflanze erklärt haben, während die erste ausführliche und wenigstens in den allgemeinsten Zügen zutreffende Darstellung Schulz-Fleeth[3]) gab. Eine nähere Präcision war erst mit einer richtigen Erkenntniss der diosmotischen Eigenschaften der Zelle möglich und in Verband mit der Stoffaufnahme wurden die für das Wahlvermögen (und für die Ausscheidung) maassgebenden Principien von mir in den p. 94 citirten Arbeiten entwickelt. Dass die Pflanze die Stoffe in einem anderen Verhältniss aufnimmt, als sie in der Lösung geboten sind, war freilich schon durch Saussure[4]) und andere bekannt. Indess ist es begreiflich, dass bei dem damaligen Standpunkt der Naturwissenschaften die maassgebenden Momente nicht richtig erkannt wurden, und so begegnen wir u. a. in älterer Zeit der irrigen Annahme, dass zur Einführung der in der Pflanze angehäuften Stoffe ein Wasserstrom nöthig sei[5]).

---

1) Nachdem die allgemeine Bedeutung aller mechanischen Mischungen von mir an verschiedenen Stellen hervorgehoben war (vgl. die Citate in Unters. a. d. Bot. Inst. z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 314 u. in meiner Energetik p. 270), suchte de Vries einseitig die Protoplasmaströmungen als ein nothwendiges Bewegungsmittel im Stofftransport hinzustellen (Bot. Ztg. 1885, p. 1). Thatsächlich sind aber auffällige Plasmaströmungen in vielen Fällen normaler Weise gar nicht vorhanden, kommen aber als eine Reaction auf Verletzungen u. s. w. zu Stande. Siehe Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 173. Ueber das Fehlen der Plasmaströmungen in Siebröhren vgl. Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 363. Näheres über Plasmaströmungen in Bd. II. Ueber d. Plasmaverbindungen wurde in § 20 gehandelt. (Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1897, Abth. I, Bd. 106, p. 155.)

2) Mulder, Physiolog. Chemie 1844—51, p. 678. Anmerk.

3) Schulz-Fleeth, Der rationelle Ackerbau 1836, p. 124. — Auch Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanzen 1858, p. 137, stellt die Sache richtig dar.

4) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 248; Trinchinetti, Bot. Ztg. 1845, p. 111.

5) So bei Woodward, Philosophical transactions 1699, Bd. 21, Nr. 253, 221; Senebier, Physiol. végét. 1800, Bd. 3, p. 28; de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1833, Bd. 1, p. 62.

Auswahl der Aschenbestandtheile. Durch die Anhäufung der Aschenbestandtheile in der Pflanze, sowie durch die ungleiche Zusammensetzung der Asche von solchen Pflanzen, die neben einander erwuchsen, wurde die Aufmerksamkeit der Forscher zuerst auf das Wahlvermögen der Pflanzen gelenkt. Ausgedehnte Belege liefern die zahlreichen Aschenanalysen[1]) und Beispiele für die Aenderung der Zusammensetzung in der dargebotenen Nährlösung sind u. a. in der § 73 ff. genannten Litteratur über Wasserculturen zu finden.

Als ein Beispiel ist nachstehend nach den von Goedechens[2]) ausgeführten Analysen die Aschenzusammensetzung einiger Algen angeführt, die in demselben Meerwasser an der Westküste Schottlands erwachsen waren. Die Gesammtasche ist in Proc. der Trockensubstanz, die einzelnen Aschenbestandtheile sind in Proc. der Reinasche angegeben.

	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus	Laminaria digitata
Reinasche %	13,89	14,31	13,89	18,64
K_2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na_2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe_2O_3	0,33	0,29	0,34	0,62
P_2O_5	1,36	1,52	4,40	2,56
SO_3	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO_2	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
J	0,31	0,46	1,13	3,08

Aus diesen Analysen ist auch die sehr grosse Anhäufung von Jod zu ersehen, von dem das Meerwasser weniger als 0,000001 Proc. enthält[3]). Ferner vermochte Forchhammer[4]) in dem aus 20 Pfund Seewasser gewonnenen Eisenoxyd nur eine Spur von Mangan nachzuweisen, von welchem die Asche der im Meer erwachsenen Padina pavonia 8,19 Proc. enthält (Gesammtasche = 34,75 Proc.). In § 73, 75 wird weiter berichtet werden, dass ausser Mangan und Kieselsäure verschiedene andere unnöthige Elemente in den Pflanzen in erheblicher Menge gespeichert werden.

Um gleichzeitig zu zeigen, wie eine Pflanze die Aschenbestandtheile in einem ganz anderen Verhältniss aufnimmt, als dieselben im Wasser geboten sind, wie ferner in verschiedenen Entwickelungsstadien und ebenso in verschiedenen Pflanzentheilen sowohl die Gesammtmenge der Asche, als auch deren procentische Zusammensetzung different ist, seien hier nach Analysen von Gorup-Besanez (Wolff l. c. p. 133) für die im Wasser schwimmende Trapa natans mitgetheilt: der procentische Gehalt an Reinasche in der Trockensubstanz, sowie der procentische Gehalt der Reinasche an einigen Aschenbestandtheilen. Zur Analyse

1) E. Wolff, Aschenanalysen von landwirthschaftl. Producten 1. Th. 1871; 2. Th. 1880. Zahlreiche Analysen sind ausserdem z. B. zusammengestellt bei Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. Physiologie 1876, IX. Aufl., p. 522; J. König, Chemie d. menschl. Nahrungs- u. Genussmittel 1889, III. Aufl.

2) Goedechens, siehe Wolff l. c. 1871, p. 130. Die Originalarbeit in Annal. d. Chemie u. Pharmac. 1854, Bd. 54, p. 351.

3) Vgl. Liebig l. c., p. 73 u. 525.

4) Forchhammer, Annal. d. Phys. u. Chemie 1855, Bd. 95, p. 84.

genommen wurde die ganze Pflanze, das einemal im Mai und weiterhin im Juni (aus derselben Localität). Ausserdem sind Fruchtschalen benutzt, welche leider seit dem Jahre zuvor im Wasser zugebracht hatten. Das Wasser enthielt in 10000 Theilen 0,8044 feuerfeste Substanz, deren procentische Zusammensetzung in der letzten Horizontalreihe verzeichnet ist.

	Reinasche %	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	F_2O_3	SO_3	SiO_2	Cl
Mai	25,54	6,89	1,41	14,91	7.56	29,62	2,78	28,66	0,63
Juni	13,69	6,06	2,71	17,65	5,15	23,40	2,53	27,34	0,46
Fruchtschalen	7,75	1,26	0,63	9,78	0,91	68,60	3,92	4,84	0,41
Wasser		9,08	9,22	42,44	18,09	1,12	17,03	1.90	1,18

Schon Saussure[1]) erkannte, dass die Menge und die Zusammensetzung derselben Pflanze je nach der Bodenbeschaffenheit erhebliche Verschiedenheiten aufweist. Wie ferner besonders die Wasserculturen lehren, hat schon die Concentration der Lösung und das Ueberwiegen eines Bestandtheiles merklichen und öfters sehr erheblichen Einfluss[2]). Gleiches wird durch alle Momente verursacht, welche die Thätigkeit und das Wachsthum der Pflanze modificiren. Ueber den Einfluss der Beleuchtung auf die Zusammensetzung der Asche berichtet z. B. R. Weber[3]). Aschenanalysen kranker und gesunder Pflanzen sind bei Wolff zu finden, ebenso finden sich bei diesem Aschenanalysen von Parasiten und von den ihnen als Substrat dienenden Pflanzen.

Relation von Wasser und Salz. Wenn gleichzeitig mit den sich aufspeichernden Salzen Wasser in eine Pflanze eintritt, — mag Quellung von Samen, Volumzunahme einer wachsenden Pflanze, Transspiration oder eine andere Ursache solches bewirken — so wird je nach Umständen das Verhältniss zwischen aufgenommenem Salz und Wasser ein gleiches wie in der dargebotenen Lösung oder zumeist ein anderes sein. Einmal wird ein Salz mit einer durch das Wahlvermögen und die diosmotische Qualität geregelten Anziehungskraft in die Pflanze getrieben, und wenn ausserdem ein gleichzeitiger Wasserstrom beschleunigend wirkt, so muss doch immer eine Constellation herzustellen sein, in welcher die Relation der aufgenommenen Körper zu Gunsten des Salzes oder des Wassers ausfällt. Durch Verminderung, resp. Aufhebung der Transspiration kann z. B. immer erzielt werden, dass relativ mehr Salz in die Pflanze gelangt. Indem Saussure[4]), und nach ihm Andere[5]), mässig verdünnte Lösungen und stets transspirirende Pflanzen wählten, ergab sich, dass eine relativ verdünntere Lösung in die Pflanze eintrat, und nur mangelhafte Einsicht konnte bewirken, dass dieser specielle Fall als sog. Saussure'sches Gesetz, insbesondere in Schriften über Agriculturchemie verallgemeinert wurde. Auch haben

1) Saussure, Rech. chimiqu. 1804; Tables d. incinerations Nr. 67 ff. — Vgl. ferner Wolff etc.

2) Siehe z. B. E. Wolff, Versuchsstation. 1865, Bd. 7, p. 193 u. 1868, Bd. 10, p. 3. Nobbe, ebenda 1870, Bd. 13, p. 383 u. s. w. — Ueber den Einfluss des Kalkgehaltes d. Bodens siehe z. B. Malaguti u. Durocher, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV. Ser. Bd. 9, p. 230; Flèche u. Grandeau, Annal. d. Chim. et d. Physique 1874, V. Ser., Bd. 5, p. 354.

3) R. Weber, Versuchsst. 1875, Bd. 18, p. 36.

4) Saussure, Rech. chimiq. 1804, p. 247.

5) A. Trinchinetti, Bot. Ztg. 1845, p. 111. Schlossberger, Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1832, Bd. 81, p. 172; Hert, ebendas. 1854, Bd. 89, p. 334.

spätere Versuche von W. Wolf[1]) mit transspirirenden Pflanzen, sowie von Knop[2]) und Biedermann[3]) mit aufquellenden Samen gezeigt, dass bei genügender Verdünnung gewisse Salze in den Organismus relativ reichlicher treten als Wasser.

§ 23. Die Mechanik der Secretion.

Im Zusammenhang mit der Thätigkeit sind Ausscheidungen schon desshalb unerlässlich, weil die im Betriebsstoffwechsel entstehenden Endproducte dauernd entfernt werden müssen. Handelt es sich bei sehr vielen Pflanzen wesentlich um Kohlensäure und Wasser (bei Kohlensäurezersetzung um Sauerstoff), so treten doch bei anderen, wie bei den Gährorganismen, Alkohol, organische Säuren und mannigfache andere Stoffe auf und sobald, wie bei den Myxomyceten, feste Partikel aufgenommen werden, müssen, analog wie bei den Thieren, die unverdauten Reste wiederum als Excremente ausgegeben werden (§ 19).

Ausserdem dienen Secretionen, abgesehen von der Ausgabe von gasförmigem Wasser und dem Austausch bei der Stoffwanderung (§ 20; Kap. X), in verschiedenster Weise zur Erreichung besonderer Ziele und Zwecke. Es mag hier an die Enzyme, Säuren u. s. w. erinnert werden, durch deren auflösende oder umsetzende Wirkungen Körper in aufnehmbare Formen gebracht werden, oder, wie bei Parasiten, das Eindringen in das Innere anderer Organismen erreicht wird. Ferner sind Wachs, aetherische Oele, Harze, Schleimhüllen[4]) u. s. w. Secrete des Protoplasten, gleichviel ob sie als solche ausgeschieden werden oder ob sie erst durch extracellulare Metamorphosen entstehen, und in solchem Sinne kann auch die Zellhaut als ein Ausscheidungsproduct des Protoplasten angesprochen werden (§ 84).

Mit den Secretionen hängen, wie schon aus dem soeben Gesagten hervorgeht, vielfache und z. Th. physiologish wichtige extracellulare Umsetzungen zusammen. Natürlich ruft das Secret alle diejenigen Reactionen hervor, die nach chemischen Gesetzen eintreten müssen. So entstehen, wenn die Flüssigkeit durch die Pflanze alkalisch gemacht wird, nach Maassgabe der Zusammensetzung der Aussenflüssigkeit, Niederschläge und die Ausscheidung von Oxalsäure führt, wie oft bei Pilzen, zur Fällung von Calciumoxalat. Andererseits werden die Secretionen in mannigfachster Weise durch die Natur der Umgebung, überhaupt durch innere und äussere Eingriffe, beeinflusst und regulirt. Von den zahlreichen Fällen, denen wir fernerhin begegnen, sei hier an die regulatorische Bildung von Oxalsäure (§ 86) und von Enzymen (§ 91) erinnert und durch bestimmte Anstösse wird auch bei verschiedenen fleischverdauenden Phanerogamen (§ 65) die Secretion von Enzym und Säure erst veranlasst oder doch beschleunigt[5]).

1) W. Wolf, Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 203 u. 1865, Bd. VII, p. 193. Vgl. auch Knop, ebendas. 1859, Bd. I, p. 194.

2) Knop, Versuchsst. 1864, Bd. VI, p. 81.

3) Biedermann, ebendas. 1867, Bd. IX, p. 312.

4) Vgl. Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. II, p. 104; Hauptfleisch, Zellmembran u. Hüllgallerte d. Desmidiaceen 1888.

5) Ueber das saure Secret einiger anderen Haare siehe Stahl, Pflanzen und Schnecken 1888, p. 41.

Alles das, was über die Ursache und die Mechanik des Stoffaustausches gesagt wurde, gilt natürlich ebenso für den speciellen Fall der Secretion, die ohnehin in den bezüglichen Paragraphen berücksichtigt ist. Demgemäss treten, wie es unmittelbar der Rückgang der Plasmolyse lehrt, beim Uebertragen in Wasser auch diejenigen Salze bis zur Herstellung des Gleichgewichts aus, die gar nicht in den Protoplasten eindrangen, sich aber in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwandungen verbreiteten [1]).

Andererseits muss es in lebhaft transpirirenden Organen nothwendig zu einer gewissen Anhäufung von Salzen führen, wenn durch den Nachstrom von Wasser fortwährend neue Mengen der nur langsam zurückdiffundirenden Salze herbeigeschafft werden. In der That fanden dieserhalb Nobbe und Siegert [2]) die Blätter und Stengel von Buchweizen, weniger die von Gerste, stellenweise mit einer wesentlich aus Chlorkalium bestehenden Salzkruste überzogen, als diese Pflanzen in einer wässerigen Lösung cultivirt wurden, welche 1 Proc. anorganische Nährsalze enthielt (vgl. § 38). Denselben Ursprung dürften zum guten Theil die löslichen Auswitterungen haben, die sich zuweilen an Pflanzen auf salzhaltigen Boden finden [3]), womit indess nicht ausgeschlossen ist, dass noch andere Momente und gelegentlich active Secretionen mitwirken. Die Ablagerung der Kalkschüppchen bei manchen Arten von Saxifraga und bei anderen Pflanzen [4]) lehrt zugleich, dass die Transpiration zur Ablagerung von unlöslichen Körpern führen kann. Auch begünstigt offenbar die Transpiration die Ablagerung von Kieselsäure, die indess auch von anderen Ursachen abhängt und bei den submers lebenden Diatomeen ohne jede Wasserverdampfung erreicht wird.

Alle diese Secretionen, mögen sie von ganzen Pflanzentheilen oder von bestimmten Drüsen (Nectarien, Haaren u. s. w.) ausgehen, werden stets durch eine active Bethätigung der Pflanze erzeugt und es kann sich, wie schon § 22 hervorgehoben wurde, nur darum handeln, ob der Organismus die Bedingungen für die Diosmose herstellt, oder ohne Benutzung dieses Hilfsmittels eine Beförderung in anderer Weise bewerkstelligt. Die Controle der ausserhalb der Zelle erscheinenden Verbindungen gibt aber zur Entscheidung dieser Fragen Hilfsmittel an die Hand, welche bis dahin noch nicht ausgenutzt wurden. Denn wenn z. B. bei reichlicher Secretion von Zucker in Nectarien oder von Säuren durch Pilze dieselbe Verbindung innerhalb der Zelle in viel grösserer Verdünnung vor-

1) Solches beobachteten u. a. Knop (Versuchsst. 1860, p. 86) u. W. Wolf (ebenda 1864, Bd. 6, p. 230) beim Versetzen d. Pflanzen aus Nährlösungen in Wasser. Versuche dieser Art, die sich aber z. Th. auf Pflanzen beziehen, welche durch zu concentrirte Lösungen getödtet waren, sind ferner mitgetheilt von M. Macaire, Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1883, Bd. 8, p. 789; Unger, Ueber den Einfluss des Bodens u. s. w. 1836, p. 147; E. Walser, Annal. d. scienc. naturell. 1840, II. sér., Bd. 14, p. 106; Wiegmann u. Polstorff, Ueber d. anorganischen Bestandtheile der Pflanzen 1842, p. 49; Cauvet, Ann. d. scienc. naturell. 1861, IV. sér., Bd. 15, p. 320.

2) Nobbe u. Siegert, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 37; Nobbe, ibid. 1864, Bd. 9, p. 479 für Runkelrüben.

3) Volkens, Flora d. aegypt. Wüste 1887, p. 27; Bericht d. Bot. Gesellsch. 1887, p. 434; Marloth, ebenda p. 321. Aeltere Literat.: de Candolle, Physiol. übers. von Röper 1833, p. 206; Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, II, p. 530.

4) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 43, p. 514; Volkens, Bericht der Bot. Gesellsch. 1884, p. 334; Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure in d. Pflanze 1889, p. 99; Anatomisches bei de Bary, Anatomie p. 113.

handen sein sollte, so müssen in jedem Falle besondere Factoren zur Erreichung der Secretion mitwirken.

Alle ausgeschiedenen Körper, die innerhalb der lebendigen Zelle ihren Ursprung nehmen, müssen natürlich durch Secretion nach aussen gelangt sein. Für die extracellular erzielbaren Metamorphosen ist aber wiederum das Princip der Massenwirkung wohl zu beachten. Denn so gut wie intracellular würde das gerbsaure Methylenblau auch ausserhalb zersetzt werden, wenn durch hinzutretende Säure eine diosmirende Verbindung entstände und das Methylenblau zugleich im Inneren der Pflanze gespeichert würde (vgl. § 22). Analog könnte z. B. das Kalium des Kaliumnitrats in Verbindung mit einer organischen Säure als eine nicht aufnehmbare Substanz ausserhalb der Zelle verbleiben, die sich allmählich der ganzen Salpetersäure bemächtigt. Um solche einseitige Beschlagnahme zu erreichen, ist bei einer genügend dissociirten Verbindung die Mithilfe eines anderen Bindemittels unnöthig. So scheidet sich bei der Darbietung von Calciumbicarbonat das Calciumcarbonat extracellular ab, während die grüne Pflanze die Kohlensäure assimilirt. Wenn unter diesen Umständen eine Lösung von Natriumbicarbonat bis zu 70 Proc. seiner Kohlensäure verliert[1]), so muss das die Flüssigkeit alkalisch machende Natriumcarbonat das Innere der Zelle nicht passirt haben.

Natürlich kommt eine Reactionsänderung in anderen Fällen durch entsprechende Secrete zu Wege, und es ist u. a. für Pilze bekannt, dass sie ebensowohl freie Säure, als auch, bei alleiniger Ernährung mit Eiweissstoffen, Ammoniak produciren und ausscheiden (Näheres Kap. VIII). Uebrigens exhaliren einige Phanerogamen Trimethylamin und auch an reines Wasser geben Chara und einige Algen alkalische Secrete ab, die durch die Färbung von Phenolphtalein und durch die Zersetzung des der Zellwand eingelagerten Berlinerblaus bemerklich werden[2]). Jedenfalls kann es desshalb nicht überraschen, dass bei Wassercultur von Phanerogamen die Flüssigkeit unter Umständen alkalisch[3]) oder bei anderer Zusammensetzung der Nährlösung sauer wird. Die Säurebildung erreichte bei grösserem Zusatz von Chlorammonium in Versuchen von Rautenberg und Kühn[4]) sogar einen solchen Grad, dass die cultivirten Mais- und Bohnenpflanzen zu Grunde gingen. Ferner wird nach Biedermann[5]) eine Lösung der Chloride von Alkalien und alkalischen Erden sauer, wenn darin Samen aufquellen und ebenso nehmen diese nach Knop[6]) beim Quellen in Gypswasser etwas mehr Calcium auf.

---

1) Hassak, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 471.

2) Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. II, p. 340; Hassak, ebenda, p. 476.

3) Knop, Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1862, Bd. 121, p. 343. Ueber alkalische Reaction in Sandculturen siehe Boussingault, Agronom., Chimie agricol. etc. 1860, Bd. I, p. 273, 279; Stutzer, Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 111. Uebrigens ist nicht ausgeschlossen, dass Bacterien das Resultat herbeiführten.

4) Rautenberg u. Kühn, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 358. — Vgl. Dworzak u. Knop, Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. z. Leipzig 1875, I, p. 74; Wagner, Versuchsstat. 1871, Bd. 13, p. 221. Das schliesst nicht aus, dass Czapek (Jahrbüch. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 321) bei Darbietung von Chlorammonium unter anderen Bedingungen einen solchen Erfolg nicht erzielte und dass die Wurzeln derselben Pflanze normaler Weise keine derartigen Säuren secerniren (Vgl. § 28).

5) Biedermann, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 312.

6) Knop, Versuchstat. 1864, Bd. 6, p. 81.

Kalkincrustation. Da nach Obigem die lebensthätige Pflanze in verschiedener Weise die Entstehung von Calciumcarbonat bewerkstelligt, so ist eine übereinstimmende Entstehung selbst für diejenigen Incrustationen nicht nöthig, welche sich in so ausgezeichneter Weise um verschiedene Meeres- und Süsswasseralgen bilden, die gelegentlich aber auch an Blättern und Stengeln von Potamogeton und an anderen Wasserpflanzen, an Pilzen und an Wurzeln von Landpflanzen auftreten[1]). Bei manchen Moosen (Eucladium verticillatum, Trichostomum tophaceum u. s. w.), die sich in kalkhaltigen Rieselwässern, jedoch etwas ausgiebiger, als todte Pflanzentheile incrustiren[2]), tritt eine active Bethätigung zurück. Eine solche muss indess bei den submersen Algen schon desshalb im Spiele sein, weil unter den gleichen Bedingungen nur gewisse Arten die Umhüllung mit Calciumcarbonat ausbilden. Da aber alle Algen im Licht assimiliren, so kann das damit verknüpfte Entreissen der Kohlensäure nicht allein und schlechthin die alleinige Ursache der Incrustation sein, die, wie Hassak[3]) speciell für Chara nachwies, am Licht, auch in einem Wasser ausgebildet wird, das nur Calciumsulfat, Calciumchlorid u. s. w. enthält. Es wird dieses durch die schon erwähnten alkalischen Secrete bewirkt, die indess eine Ausfällung nur dann erzielen, wenn gleichzeitig die Kohlensäure durch die Pflanze beschlagnahmt wird, da durch die Kohlensäure, auch durch die Athmungskohlensäure, in einem nicht mit Calciumbicarbonat gesättigten Wasser eine Kalkincrustation allmählich weggelöst wird. So erklärt sich vollständig die Nothwendigkeit der Beleuchtung, die natürlich bei Gegenwart von Calciumbicarbonat schon allein zu einer Ausscheidung von Calciumcarbonat führen muss, die aber ohne die besagte Mithilfe die specifische Differenz der neben einander wachsenden, gleich gut Kohlensäure zersetzenden Wasserpflanzen nicht erklärt[4]). Bei Vorhandensein von Kalksalzen und nach Sättigung mit dem Bicarbonat werden alkalische Secrete auch ohne Kohlensäurezersetzung eine Ausscheidung von Calciumcarbonat bewirken und auf solche Weise kann sehr wohl eine Incrustation bei Pilzen und Wurzeln zu Stande kommen.

Ist es mit solcher Abstammung aus der äusseren Umgebung völlig verträglich, dass das kohlensaure Calcium nicht nur, wie gewöhnlich, angelagert, sondern theilweise der Membran eingelagert ist[5]), so bleibt doch die Möglichkeit, dass in gegebenen Fällen die Kalkhülle, analog wie bei einer Schnecke, durch eine Secretion des Kalkmaterials formirt wird. Thatsächlich geht das so überaus reichlich in den Cystolithen vorhandene Calciumcarbonat aus einer Calciumverbindung[6]), vielleicht einem Pectat[7]) hervor und ähnlichen Ursprung mögen theil-

1) Literatur bei Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure in der Pflanze 1889, p. 99. Von späteren Arbeiten vgl. z. B. Cramer, Ueber die verticillirten Siphoneen Neomeris u. Bornetella 1890, p. 9. Mit dem Carbonat findet sich auch Calciumoxalat u. s. w. vereinigt.

2) Vgl. z. B. Unger, Berichte d. Wiener Akad. 1861, II, p. 509.

3) Hassak, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 465.

4) Raspail (Nouveau système d. chim. organique 1833, p. 321; vgl. Meyen, Physiol. 1837, Bd. I, p. 126); Hanstein (Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. 6 Mai 1878); Berthold (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 710). Pringsheim (ebenda 1888, Bd. 19, p. 133) sieht d. Entziehung d. Kohlensäure als einzige Ursache an, während Bischoff Die kryptogamen Gewächse Deutschlands u. d. Schweiz 1828, I. Lief., p. 21. vgl. auch Payen, Mém. prés. p. div. savants 1846, Bd. IX, p. 78) ohne zureichenden Grund eine Kalksecretion aus der Pflanze als Ursache annimmt.

5) Siehe z. B. Leitgeb, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1887, Bd. 96, I, p. 21.

6) Melnikoff, Unters. über d. Vorkommen d. kohlensauren Kalkes in Pflanzen. Bonner Dissertation 1877, p. 17. — Vgl. ferner Kohl, l. c.; Giesenhagen, Flora 1890, p. 2 u. Bericht d. Bot. Gesellsch. 1891, p. 74; Zimmermann, ebenda 1891, p. 17.

7) Siehe Mangin, Compt. rend. 1892, Bd. 115, p. 260; Rech. anatom. s. l. composés pectiques 1893, p. 48.

weise die geringen Mengen von Calciumcarbonat haben, die häufig den Zellwandungen im Innern der Pflanze eingelagert sind. Auch entstammt das Calciumcarbonat in Plasmodien, in Zellen der Samen von Celtis u. s. w. (vgl. Kohl l. c.) internen Umsetzungen und das Calciumcarbonat in den Blatthöhlen des Rhizoms von Lathraea[1]) mag ein Secretionsproduct sein. Das trifft auch für die Kalkschüppchen von Saxifraga u. s. w. zu, die wiederum vielen daneben wachsenden Pflanzen fehlen, obgleich bei denselben die an den Blattzähnen secernirten Wassertröpfchen ebenso alltäglich abtrocknen.

Während diese Umhüllungen und Einlagerungen von Calciumcarbonat als Schutzmittel, zu Festigungszwecken u. s. w. Bedeutung gewinnen[2]), bewirkt und bewirkte die Pflanzenwelt zugleich in der Bildungsgeschichte unserer Erde die Formation von Felsmassen[3]) und vermag sogar aus Gyps u. s. w. Kalkfelsen aufzubauen.

Die **Incrustationen mit Eisenoxyd**, die bei manchen Algen, Bacterien u. s. w. gefunden werden[4]), stellen in causaler Hinsicht ähnliche Fragen und ausserdem spielt vielleicht in gewissen Fällen die Oxydation des Eisenoxyduls eine Rolle im Betriebsstoffwechsel des Organismus (§ 63, 96).

§ 24. Die osmotischen Druckverhältnisse in der Zelle.

Die in der Vacuolenflüssigkeit gelösten und nicht diosmirenden Stoffe erzeugen unter allen Umständen nach physikalischen Gesetzen den entsprechenden osmotischen Druck, welcher in den hautumkleideten turgescenten Zellen sehr gewöhnlich 5—10 Atmosphären erreicht. Durch diesen Druck, der zunächst gegen die semipermeable Vacuolenhaut gerichtet ist, wird das zähflüssige Protoplasma, das bekanntlich stets eine allseitig abschliessende Umhüllung bildet, gegen die Zellwand getrieben und dieser auf das innigste angeschmiegt (Fig. 10). Die Zellhaut hat natürlich eine dem Innendrucke entsprechende Gegenwirkung auszuüben und wird also nach Maassgabe des wirksamen Zuges und ihrer Cohäsionsverhältnisse ausgedehnt, bezw. zerrissen, falls sie nicht genügend Widerstand leistet, wie das u. a. nach dem Einlegen in reines Wasser bei manchen Pollen-

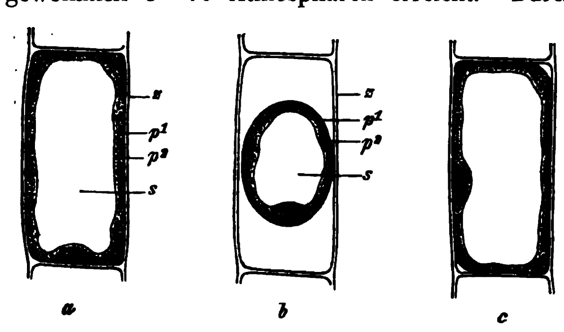


Fig. 10. Aus der Wurzel von Zea Mays. a in Wasser; b mit 5 Proc. Salpeter plasmolysirt; c eben merkliche Plasmolyse in 2,3 Proc. Salpeter (375/1). Vgl. p. 116.

1) Kohl, l. c.; Scherffel, Mittheilg. a. d. Bot. Instit. z. Graz 1888, Heft II, p. 209.

2) Stahl, Pflanzen u. Schnecken 1888, p. 70.

3) Credner, Elemente d. Geologie 1891, 7. Aufl., p. 266, 270.

4) Hanstein, Sitzungsb. d. niederrhein. Ges. 6. Mai 1878; Winogradsky, Botan. Zeitung 1888, p. 261; Molisch, Die Pflanze u. ihre Beziehung zum Eisen 1892, p. 18, 30, 60.

körnern[1]) zutrifft. Durch diese Spannung, die als Turgor[2]) bezeichnet wird, erlangt die dünnwandige Zelle ihre Straffheit aus denselben Gründen, welche eine Thierblase oder einen Kautschukballon straff machen, wenn Wasser oder Luft gewaltsam eingepresst werden[3]). Demgemäss welken Pflanzen, wenn die osmotische Spannung und damit ihr turgescenter Zustand durch Abnahme des Wassergehaltes in der Zelle oder durch plasmolytische Wirkung theilweise oder gänzlich aufgehoben wird.

Ohne eine solche Widerlage wird, wie es isolirte Plasmamassen beim Vacuolisiren zeigen, das flüssige Plasma, analog wie eine Seifenblase oder eine zarte Niederschlagsmembran, schon durch einen geringen Binnendruck fort und fort gedehnt und endlich zerrissen. Mit der Anlagerung an eine zureichende Stütze vermögen aber flüssige Lamellen beliebig hohen Druck auszuhalten und sofern der gelöste Körper nicht durch das semipermeable Plasma diosmirt, kommt der höchste osmotische Druck zu Stande. In der That ahmte ich nur die in der Zelle gebotenen Verhältnisse nach, als ich eine semipermeable Niederschlagsmembran auf eine resistente Thonzelle auflagerte, die, ähnlich wie die Zellhaut, die krystalloiden Substanzen leicht diosmiren lässt. Damit ist zugleich genügend gekennzeichnet, dass nicht die Thonzelle oder die Zellhaut, sondern die absperrende Haut, also die Niederschlagsmembran, resp. die Plasmahaut für die Entwickelung des osmotischen Druckes entscheidend sind.

Der gegen die Thonzelle ausgeübte Druck bleibt natürlich unverändert, wenn in dem Apparat freischwebend eine kleinere, von einer Niederschlagsmembran umhüllte Zelle angebracht wird. Denn wenn, Semipermeabilität vorausgesetzt, der osmotische Druck in der Mantelschicht geringer ist, als in der inneren Zelle, so wird die jedem Ueberdruck nachgebende Niederschlagsmembran so lange wachsen, bis durch die erzielte Wasseraufnahme und Verdünnung zu beiden Seiten der Membran, also in der ganzen Zelle der gleiche osmotische Druck hergestellt ist. Ein solches System zweier ineinander geschachtelter Plasmahäute ist auch die Zelle (§ 18 u. Fig 10), und es ändert am Wesen der Sache nichts, ob der Protoplast nur eine Wandschicht bildet oder ob Stränge und Bänder den Zellsaft durchziehen. Ebenso ist klar, dass die Einsprengung zahlreicher Vacuolen in das Protoplasma den Turgordruck nicht ändert und dass das Vorhandensein einer abgegrenzten Vacuole im Zellsaft das osmotische System nur um eine weitere eingeschachtelte Membran vermehrt.

Sofern sich in dem Protoplasma gelöste Körper finden, bringen diese jedenfalls eine entsprechende osmotische Leistung hervor. Falls aber gelöste Stoffe fehlen, muss das Protoplasma vermöge seiner Quellungskraft dem auf ihm lastenden Drucke entgegenwirken. Ein analoges Verhältniss würde auch in den vorerwähnten Thonzellen hergestellt sein, wenn der Raum zwischen den beiden Niederschlagsmembranen mit salzfreier Leimgallerte erfüllt wäre. Denn diese würde nun so lange an Volumen abnehmen, bis die Quellungsenergie, die mit dem Wasserverlust schnell zunimmt, demjenigen osmotischen Drucke gleichkommt,

---

1) Vgl. Lidforss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. I.

2) Diese Spannung wird wesentlich nur durch osmotische Energie erzielt, doch wird man praktisch d. Gesammtspannung, unabhängig von ihrem Ursprung, als »Turgor« bezeichnen. Vgl. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 297.

3) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 404.

mit dem die innere Niederschlagsmembran (analog wie die Vacuolenhaut) gegen die Gallerte getrieben wird. Wenn Plasmolyse herbeigeführt ist, so bleibt dasselbe Verhältniss bestehen, da eben jetzt an Stelle des Gegendruckes der stützenden Zellwand der osmotische Druck der plasmolysirenden Lösung gegen die Hautschicht getreten ist.

Obgleich der flüssige Zustand des Protoplasmas mit einem Quellungszustand vereinbar ist, der den hohen osmotischen Druck äquilibrirt, so befinden sich doch offenbar in dem Protoplasma gelöste Körper und es ist somit wahrscheinlich, dass durch diese der Gleichgewichtszustand ganz oder theilweise hergestellt, dass also für diesen Zweck die Quellungsenergie wenig oder gar nicht in Anspruch genommen wird[1]). Muss ein solches Verhältniss vortheilhaft erscheinen, so erlauben doch die vorliegenden Thatsachen keine bestimmte Entscheidung. Uebrigens würden im Protoplasma (mit Rücksicht auf die geringe osmotische Leistung) sehr concentrirte Lösungen von Eiweissstoffen oder von anderen colloidalen Körpern vorhanden sein können und schliesslich vermitteln colloidale Körper den Uebergang zwischen dem gelösten und dem gequollenen Zustand (Kap. III.).

Wie dem auch sei, jedenfalls gestattet der zähflüssige Aggregatzustand des Protoplasten eine schnelle Ausgleichung von Druckdifferenzen. Das wird unmittelbar durch die Plasmolyse bewiesen, in welcher sich bekanntlich der Protoplast von der Zellwand zurückzieht und in kurzer Zeit den endlichen Contractions- und Gleichgewichtszustand erreicht, sofern die Zellwand die Salzlösung leicht passiren lässt (Fig. 10). Dabei giebt der Zellsaft so lange Wasser ab, bis durch die zunehmende Concentration seine osmotische Leistung gleich der der plasmolysirenden Flüssigkeit geworden ist. Da aber der osmotische Druck proportional der Concentration, die Quellungsenergie aber schneller zunimmt als der Wasserverlust (§ 12), so würde bei genauer Kenntniss der Volumabnahme im Protoplasma und Zellsaft wohl zu entscheiden sein, ob im Protoplasma der Gegendruck durch osmotische Energie oder durch Quellungsenergie erzeugt wird. Natürlich muss stets eine jede einzelne Vacuole ihr Volumen bis zur Herstellung des isosmotischen Zustandes ändern und durch Controle dieser Volumänderung kann somit unter Umständen der Ort näher präcisirt werden, in welchem sich Vorgänge abspielen, die eine Zunahme oder Abnahme der Turgorspannung in einer Zelle herbeiführen[2]).

Bei dem flüssigen Aggregatzustand vermag das Protoplasma der vollen Uebertragung des im Zellsaft entwickelten osmotischen Druckes kein nennenswerthes Hinderniss entgegenzusetzen. Aus gleichen Gründen kann die Turgorkraft nicht wesentlich höher sein, als die osmotische Energie im Zellsaft, da bei der leichten Verschiebbarkeit der Theile ein Bestreben des Protoplasmas, etwa wie ein sich ausdehnendes Gewölbe, eine Vermehrung des Druckes zu erzielen, keinen erheblichen Erfolg haben kann.

Um den Centraldruck, den eine jede gekrümmte Grenzschicht nach physikalischen Gesetzen entwickelt, wird natürlich die Druckwirkung des Zellsaftes gegen

---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuch. 1877, p. 170; Plasmahaut und Vacuolen 1890, p. 294.

2) Näheres Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 180 ff.; Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 296, 322.

die Zellwand vermindert. Lässt sich, bei mangelnder Kenntniss der Tangentialspannung in der Grenzschicht, dieser Centraldruck nicht genau angeben, so hat er doch in Zellen gewöhnlicher Grösse im Verhältniss zum osmotischen Druck keine erhebliche Bedeutung, da er selbst bei einem Krümmungsradius von 0,01 mm 0,03—0,06 Atmosphären nicht überschreiten dürfte. In Vacuolen von 0,0005 mm würde dann freilich der Centraldruck 1,5—3,0 Atmosphären erreichen und es ist klar, dass Vacuolen ohne einen entsprechenden osmotischen Gegendruck nicht bestehen können. Dem entsprechend werden die Vacuolen, welche in einem Plasmodium künstlich durch Asparagin erzeugt wurden, mit der diosmotischen Entführung dieses Körpers allmählich kleiner, um endlich ganz zu verschwinden (Pfeffer l. c.). Ebenso muss in Gasvacuolen[1]) eine entsprechende Compression des Gases bestehen und erhalten werden.

Aus den besagten Gründen können also in einem Plasmodium oder in einem anderen weichen Gymnoplasten keine Lösungen vorhanden sein, die einen höheren osmotischen Druck erzeugen. Wenn demgemäss solche Lösungen zur Constitution des Protoplasmas nicht nothwendig sind, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass in anderen Fällen hohe osmotische Druckkräfte im Protoplasma entwickelt werden, so wie auch im Zellsaft zur Erreichung bestimmter Ziele und in Anpassung an Verhältnisse geringe oder hohe osmotische Leistungen hergestellt werden[2]). Immerhin können in dem Protoplasma der Myxomyceten sehr wohl concentrirtere Lösungen von Colloidkörpern geringer osmotischer Wirksamkeit vorhanden sein. Zugleich ersehen wir hieraus, dass, abgesehen von der Erhaltung der Vacuolen, ein erheblicher osmotischer Druck nicht allgemein nothwendig ist, obgleich bei den Dermatoplasten die Turgorspannung eine unerlässliche Bedingung für das normale Wachsthum und somit für die Erhaltung des Organismus ist, sowie ferner dazu dient, zarte Gewebe straff zu erhalten und tragfähig zu machen und zu bedeutenden Arbeitsleistungen gegen äussere Widerstände zu befähigen.

Die höchste Turgorspannung wird natürlich erreicht, wenn die Pflanze in Wasser liegt, bezw. wenn die Zellwände mit reinem Wasser imbibirt sind. Denn sobald an dessen Stelle eine Salzlösung tritt, wird die Turgorspannung um den entsprechenden osmotischen Werth vermindert und bei genügender Concentration tritt in der schon besprochenen Weise Plasmolyse ein. Eine Lösung, die gerade zur Aufhebung des Turgors ausreicht, hat denselben osmotischen Werth, wie das Salzgemisch im Zellsaft. Ferner müssen die Lösungen verschiedener Körper isosmotisch sein, um denselben Effect, den eben bemerklichen Beginn der Plasmolyse, zu erzeugen und auf diesem physiologischen Wege wurde in der That, unter Berücksichtigung der Concentration der isosmotischen Lösungen, der relative osmotische Werth verschiedener Körper ermittelt.

Damit bleibt gänzlich unbestimmt die osmotische Druckhöhe, die aber durch solche relative Werthe für alle Stoffe bekannt wird, sobald sie für einen der Körper ermittelt ist.

Nun ist aber für die nicht diosmirenden Stoffe der osmotische Druck ganz

---

1) Klebahn, Flora 1895, p. 241 (für Phycochromaceen); Engelmann, Zoolog. Anzeiger 1878, p. 152 u. in Hermann's Handb. d. Physiologie 1879, Bd. I, p. 348.

2) Osmotischer Druck u. Turgor ist natürlich nicht nothwendig an d. Existenz von Vacuolen gekettet, wie z. B. Went (Jahrb. für wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 330) irrig annimmt.

unabhängig von der Natur der semipermeablen Haut und die Messung des osmotischen Druckes in künstlichen Apparaten kennzeichnet also exact diejenige Leistung, die in Berührung mit der Plasmahaut erzielt wird. Da nach solcher physikalischen Bestimmung die Lösung mit 1 Proc. Rohrzucker (im Volumen) bei 15 C. einen Druck von 0,69 Atmosphären entwickelt, so beträgt die Leistung der 1 proc. Lösung von Kaliumnitrat 3,5, von Chlornatrium 4,16 Atmosphären. (Tab. p. 128).

Der osmotische Druck ist eine Function der Anzahl der Molecüle in der Volumeinheit und es ist anzunehmen, dass die für Gasdruck und Moleculargewicht gültigen Beziehungen nur desshalb nicht in allen Fällen genau stimmen, weil die Zahl der gelösten Molecüle nicht allein vom Moleculargewicht, sondern auch von der Dissociation in der Lösung abhängt. Wegen dieser Beziehung zum Moleculargewicht, die aus der Tabelle (p. 128) zu ersehen ist, bringt die Gewichtseinheit der auch nur langsam diffundirenden colloidalen Körper einen relativ geringen osmotischen Druck hervor. Dieser beträgt z. B. für die 1 proc. Lösung von arabischem Gummi nur 0,085 Atmosphären, also nicht einmal den vierzigsten Theil der Leistung einer gleich concentrirten Lösung von Kalisalpeter.

Andererseits mussten die früheren Versuche mit Thierblase, Pergamentpapier u. s. w. gerade für die nicht oder wenig diosmirenden Colloide einen verhältnissmässig hohen osmotischen Druck ergeben[1]). Denn dieser nähert sich für diese Körper dem maximalen osmotischen Drucke, während hinter diesem die beobachteten Druckhöhen um so mehr zurückbleiben, je schneller ein Körper diosmirt.

Ebenso wie bei Gasen nimmt der osmotische Druck mit der Anzahl der Molecüle, also mit der Concentration der Lösung zu. Stellen sich auch für höhere Concentration gewisse Abweichungen ein, so wird doch in physiologischer Hinsicht und für die gewöhnlich in Betracht kommenden Verhältnisse die osmotische Leistung unter Annahme von Proportionalität zwischen Druck und Concentration genau genug bestimmt.

Ebenso ändert sich in gleichem Sinne wie bei Gasen der osmotische Druck mit der Temperatur. Da aber gemäss diesem Gesetze durch eine Temperatursteigerung von 15 C. der Druck nur von 100 auf 105,5 erhöht wird, so ist begreiflich, dass dieserhalb in Pflanzen keine auffälligen Erfolge erzielt werden. Ein plasmolytischer Gleichgewichtszustand wird aber durch eine Temperaturschwankung überhaupt nicht verschoben[2]).

Aus dem Gesagten ergiebt sich von selbst, dass, so lange die wirkenden

---

1) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 73.

2) Näheres Ostwald, Allgemeine Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 659, 669; Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 307. — Vermöge der Eigenschaften u. des Reactionsvermögens des Organismus kann natürlich durch Temperatur ein anderer Effect erzielt werden, z. B. indem die osmot. wirksame Substanz oder auch die diosmotischen Fähigkeiten des Protoplasten modificirt werden. Doch bleiben desshalb die oben gekennzeichneten physikal. Fundamente bestehen. Dieses gilt auch für den Fall, dass die Zelle (analog. wie bei der Stoffaufnahme) eine active Pumpkraft entwickelt (§ 46, und durch den so erzielten Wassereintrieb (oder Austrieb) der osmot. Druck gesteigert (od. vermindert) wird. In wie weit eben die Pflanze d. osmot. Druck od. andere Leistungen in ihrem Dienste nutzbar macht, muss von Fall zu Fall entschieden werden, kann also nicht hier behandelt werden, wo es sich um Klarlegung gewisser Fundamente handelt. (Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 447.)

Körper nicht diosmiren, die grössere oder geringere Durchlässigkeit der Plasmahaut oder des Protoplasmas für Wasser, gleichviel ob diese Permeabilität durch die Dicke oder durch die Qualität modificirt wird, wohl den zeitlichen Verlauf der Wiederherstellung einer Gleichgewichtsstörung beeinflusst, aber für die Druckhöhe ohne Bedeutung ist. Es muss dies um so mehr hervorgehoben werden, als irriger Weise wiederholt versucht wurde, Turgorsenkungen durch eine Zunahme der Filtrationsschnelligkeit im Protoplasma zu erklären[1]).

Die Existenz hoher osmotischer Druckkräfte in turgescenten Zellen wurde zunächst durch die ansehnlichen Turgorleistungen bekannt, die nachweislich durch osmotische Energie erzielt werden und ein annäherndes Maass für diese Leistungen konnte man gewinnen, indem man dieselbe durch messbare Energiegrössen ersetzte oder äquilibrirte. Nach Kenntniss des osmotischen Druckes einer Salzlösung wird die Turgorkraft nunmehr am sichersten und schnellsteu durch die plasmolytische Methode, d. h. durch das Aufsuchen der isosmotischen (isotonischen) Salzlösung ermittelt.

Nach den so gewonnenen Erfahrungen pflegt in Land- und Süsswasserpflanzen der Turgordruck gewöhnlich 1,5—3,0 Proc. Kaliumnitrat äquivalent zu sein[2]), also 5 bis 11 Atmosphären zu betragen. In den auf Turgescenz berechneten Zellen scheint selbst im grössten Hunger der Turgor gewöhnlich nicht unter 1 Proc. Kalisalpeter (3,5 Atm.) zu sinken[3]). Oefters erhebt sich aber der Turgor über den obigen Mittelwerth und erreicht da, wo gelöste und osmotisch wirksame Reservestoffe aufgespeichert sind, zuweilen eine sehr ansehnliche Höhe. So kann er in der Zwiebel von Allium cepa und noch mehr in der Zuckerrübe 5—6 Proc. Salpeter (25—30 Proc. Rohrzucker), also einen Druck von 15—21 Atm. erreichen oder überschreiten[4]). Wie nun in diesem Falle der Turgor mit der Entleerung der Reservestoffe sinkt, so ist er überhaupt vielfach nach Entwickelungsstadien und anderen Verhältnissen in gewissen Grenzen variabel. Da aber der Turgor während des Streckungswachsthums häufig annährend constant bleibt, so erfordert das eine correlative Regulation, die zugleich eine mehr oder minder auffällige Differenz in den benachbarten ungleichwerthigen Zellen erhalten kann[5]).

Eine Zunahme der osmotischen Substanz ist ferner für solche Pflanzen nothwendig, die sich concentrirteren Nährlösungen accommodiren, und zwar wird dieses Ziel theilweise durch einfache Aufnahme der umgebenden Salze (z. B. bei Bacterien), theilweise durch eine entsprechende Mehrproduction osmotisch wirkender Stoffe, erreicht. Vorwiegend letzteres ist bei Aspergillus niger, Penicillium glaucum u. s. w. der Fall, die in ungewöhnlichem Grade befähigt sind, auf concentrirten

---

1) Pfeffer 1890, l. c., p. 302.

2) Zahlreiche Beispiele u. a. de Vries, Jahrb. für wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 427. Stange, Bot. Zeitung 1892, p. 277; J. M. Janse, Permeabilität des Protoplasmas 1888 (Separatab. a. d. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam).

3) Stange, l. c., p. 396; Copeland, Einfluss von Licht und Temperatur auf d. Turgor 1896, p. 52.

4) Vgl. z. B. de Vries, Sur la perméab. du protoplasma d. betteraves rouges 1871, p. 7 (Separatab. a. Archiv Néerlandaises Bd. 6) u. Unters. über die mechanischen Ursachen d. Zellstreckung 1877; Copeland, l. c.

5) Siehe Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistungen 1893, p. 297. Die Bedeutung dieser u. anderer Verhältnisse wird in den entsprechenden Kapiteln behandelt.

Lösungen zu gedeihen und unter Bewahrung der Turgescenz es dahin bringen, dass ihr Zellsaft bis zu 38 Proc. Natriumnitrat (= 45 Proc. Kaliumnitrat = 157 Atm.) isosmotisch wird[1]. Auch andere Pflanzen sind, wenn auch zumeist in einem geringeren Grade accommodationsfähig, und da z. B. bei den Meeresalgen die Turgorspannung im Allgemeinen ähnlich ist wie bei Landpflanzen, so ist im Vergleiche zu letzteren der osmotische Werth des Zellsaftes um circa 3 Proc. Chlornatrium (3,7 KNO_3) erhöht[2].

Kommen die an Salzlösung accommodirten Pflanzen plötzlich in reines Wasser, so kann es nicht Wunder nehmen, dass häufig die Zellen durch den vermehrten Druck zersprengt werden, der gemäss den obigen Bemerkungen bei Aspergillus bis gegen 160 Atm. betragen kann. Der gewöhnlichen Inanspruchnahme sind natürlich die Zellwände gewachsen, doch ist für die Erzielung der nötigen Widerstandskraft die geringe Grösse und der geringe Krümmungsradius an den freien Flächen von wesentlicher Bedeutung, da die Widerstandskraft im umgekehrten Verhältniss zum Radius steht[3]. Im Speciellen ist natürlich noch mancherlei aufzuklären, u. a. auch die Eigenschaft der Diatomeen, trotz der Zweischaligkeit und eines ziemlichen Turgordruckes ihren Zusammenhalt zu bewahren[4]. Zugleich ist einleuchtend, dass es in Hinsicht auf die Turgorspannung von Bedeutung ist, ob die Reservestoffe in einer osmotisch wirksamen oder unwirksamen Form deponirt sind.

Entsprechend der ungleichen Zusammensetzung der Zellsäfte wird der Gesammtturgor einer Zelle durch verschiedene Stoffe und Stoffmischungen erzielt und so kommt es vor, dass gelegentlich 50—70 Proc. der osmotischen Energie einem Bestandtheil entstammt, der in einer anderen Zelle gänzlich fehlt. Aus der Tabelle (p. 128) ist sofort zu ersehen, dass zur Erzeugung des üblichen Turgors schon 1—5 proc. Lösungen von Chlornatrium, Kaliumnitrat etc., ebenso von den in den Pflanzen verbreiteten organischen Säuren (Aepfelsäure, Weinsäure, Citronensäure, Oxalsäure), bezw. von deren Salzen ausreichen. Für gleiche Wirkung muss von Rohrzucker schon 3—5 mal so viel vorhanden sein und wenn eine Zelle eine dickflüssige Lösung von arabischem Gummi oder von einer anderen Colloidsubstanz enthält, so wird durch diese vielleicht kein höherer osmotischer Druck erzeugt, als durch eine 1 proc. Lösung von Kalisalpeter.

Eine annähernde Vorstellung über die Zusammensetzung des Zellsaftes geben die ausgepressten Säfte, besonders dann, wenn der Protoplast nur einen kleinen Theil des Zellenraumes einnimmt. Nach diesen und anderen Erfahrungen wird z. B. mehr als die Hälfte der osmotischen Leistung in der Zuckerrübe durch Rohrzucker, in der Küchenzwiebel durch Glycose hervorgebracht, die auch in den Blumenblättern der Rose bis 80 Proc. der Turgorkraft erzeugt. Von

1) **Eschenhagen**, Einfluss versch. Concentration auf Schimmelpilze. Leipziger Dissertation 1889. — Weitere Lit. K. **Bruhne**, Beitr. z. Physiol u. Morphol. d. nieder. Organismen von **Zopf** 1894, Heft 4, p. 1 (Pilze). B. **Stange**, Bot. Zeitung 1892, p. 277 (Phanerogamen); A. **Richter**, Flora 1892, p. 9 (Algen); A. **Fischer**, Jahrb. für wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 151 (Bacterien). Vgl. § 73.

2) Vgl. auch **Oltmanns**, Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1891, X, p. 201.

3) **Pfeffer**, Die period. Bewegungen der Blattorgane 1875, p. 114; **Nägeli** und **Schwendener**, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 412.

4) Siehe O. **Müller**, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1889, p. 171.

dieser verdanken in den Blattstielen von Gunnera scabra etwa 54 Proc. dem Chlorkalium, in dem Mark des Sprossgipfels von Helianthus tuberosus aber 41 Proc. dem Kaliumnitrat ihren Ursprung[1]). In den Blattstielen von Rheum tritt Oxalsäure (62 Proc.) in den Vordergrund[2]), ebenso in Oxalis, während in vielen Crassulaceen sich in grossen Mengen äpfelsaure Salze ansammeln[3]).

Mit der Ansammlung von gelösten Reservestoffen u. s. w. kommt die z. Th. sehr ansehnliche Turgorkraft offenbar nur accessorisch zu Stande, während in anderen Fällen, so in wachsenden Zellen, die Herstellung und die Regulation des Turgors zur Hauptaufgabe wird. In diesem Falle scheint sich die Pflanze mit Vorliebe zur Erreichung ihres Zweckes der Production organischer Säuren zu bedienen, doch können zu gleichem Ziele auch andere Stoffe, ja selbst anorganische Salze nutzbar gemacht werden.

Uebrigens erscheint für solchen Zweck die Production organischer Säuren vortheilhaft, da z. B. bei deren Entstehung durch Oxydation von Dextrose ohne Verlust (so bei Citronensäure), oder sogar unter Gewinn (Aepfelsäure, Oxalsäure) von osmotischem Druck zugleich Betriebsenergie disponibel wird[4]). Die Bindung von Alkali bringt dann noch einen weiteren Zuwachs an osmotischem Druck, der bei Vereinigung der Säuren mit alkalischen Erden sich nicht oder doch nicht wesentlich verändert (vgl. Tab. p 128).

In der Gesammtökonomie ist es von hoher Bedeutung, dass je nach der Lenkung des Stoffwechsels mit demselben Nährmaterial Körper von geringer oder von hoher osmotischer Leistungsfähigkeit erzeugt werden. Andererseits wird aus der Controle der osmotischen Leistung in mannigfacher Hinsicht das Material für Schlüsse auf die Ursache der Speicherung u. s. w. zu gewinnen sein.

Mit Hilfe unlöslicher Körper (Stärke, Oel, Eiweissstoffe) können Reservestoffe ohne Steigerung des osmotischen Druckes angehäuft werden, und schon die Condensation von zwei Molecülen der Monosaccharide zu einem Disaccharid (Rohrzucker) wird die osmotische Energie auf die Hälfte herabsetzen. Dagegen führt es zu keiner Vermehrung der Zahl der Molecüle und des osmotischen Druckes, wenn der hinzutretende Zucker mit einem bereits in der Zelle vorhandenen Körper eine glycosidartige Bindung eingeht[5]). Die erhebliche Senkung des Turgors bei Entleerung der Glycose aus den Zwiebelschalen von Allium cepa spricht also für diesen Fall gegen eine derartige Bindung.

Im Allgemeinen wird die osmotische Leistung einer Mischung gleich der Summe der Partialwirkung der einzelnen Bestandtheile sein[6]). So lange die

---

1) de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 589. — Die frühere Ansicht (Bot. Zeitung 1879, p. 848), nach der allgemein organischen Säuren d. Löwenantheil d. Turgorleistung zufallen sollte, hat de Vries weiterhin selbst berichtigt.

2) de Vries, l. c., p. 581.

3) G. Kraus, Stoffwechsel d. Crassulaceen 1886, p. 4. — Ausserdem vgl. d. Lit. über gespeicherte lösliche Stoffe § 22, § 109. — Eine Analyse d. Zellsaftes v. Valonia utricularis bei Hansen, Mittheilung d. zool. Station zu Neapel 1893, Bd. 11, p. 258.

4) Vgl. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 197.

5) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 309. Natürlich ist in allen Fällen auch an die Möglichkeit einer Compensation zu denken.

6) In aller Strenge gilt das nicht für alle Fälle wegen der Einflüsse (Bindung, Dissociation u. s. w.), welche die Bestandtheile einer Lösung gegenseitig auf einander ausüben. Vgl. z. B. Tamman, Zeitschr. f. physikal. Chemie 1892, Bd. 9, p. 108). Zumeist

Summe der Molecüle, resp. der freien Ionen unverändert bleibt, wird ferner der osmotische Druck von wechselseitigen Umlagerungen nicht berührt. Unter Benutzung der ganzzahligen isosmotischen Coefficienten ergiebt ferner die Tabelle (p. 128), dass dieselbe Druckleistung herauskommt, gleichviel ob in einem Gemische von Chlorkalium, Magnesiasulfat etc. das Chlor an Kalium oder an Magnesium gebunden ist[1]). Jedenfalls sind diese abgerundeten Coefficienten, wenn sie auch nicht genau der Wirklichkeit entsprechen, sehr geeignet, um mit einer für physiologische Zwecke zumeist ausreichenden Genauigkeit den osmotischen Druckwerth einer Mischung anzugeben, sobald nur der Gehalt an Dextrose, organischen und anorganischen Säuren, Alkalien, alkalischen Erden bekannt ist. In der That hat de Vries[2]) durch Ermittelung der Aequivalentwerthe solcher Gruppen den Turgorwerth dieser Gruppenbestandtheile im ausgepressten Zellsaft ermittelt. Aus der Tabelle ist ferner zu ersehen, dass der isosmotische Coefficient einer Säure durch Bindung von je 1 Atom eines Alkali um 1 wächst, durch Bindung von alkalischen Erden aber unverändert bleibt. Demgemäss wird eine Depression des osmotischen Drucks eintreten, wenn z. B. Kalium durch Magnesium verdrängt wird.

Natürlich muss die Gesammtheit aller Factoren in das Auge gefasst werden, um in jedem einzelnen Falle zu einem Causalverständniss der Turgorregulationen zu gelangen, die im Dienste der Pflanze in verschiedener Weise erreicht und benutzt werden, wie bei Besprechung einzelner vitaler Functionen darzuthun sein wird[3]). Beiläufig wurde auch schon auf die Regulation hingewiesen, welche sich Hand in Hand mit dem Wachsthum und bei dem Uebergang in concentrirtere, resp. verdünntere Lösungen abspielt. In diesem Falle wird das Ziel entweder durch Erzeugung von Stoffwechselproducten oder durch Aufnahme von Salzen (resp. durch beides) erreicht und es ist klar, dass die Wirkung der Aussenflüssigkeit äquilibrirt ist, wenn sich ein Salz bis zur Aufhebung der Potentialdifferenz in die Zelle bewegt.

Mit denselben Mitteln können auch schnelle Turgorschwankungen erzielt werden, die wahrscheinlich häufiger vorkommen, die aber nur dann bemerklich werden, wenn sie von auffälligen Reactionen begleitet sind. Das ist u. a. in den Staubfäden der Cynareen der Fall, in welchen in Folge der weitgehenden elastischen Dehnung der Membran die durch einen Reiz veranlasste plötzliche Turgorsenkung eine ansehnliche Contraction zur Folge hat. Damit diese plötzlich verläuft, ist nur nöthig, dass das Wasser schnell genug aus den Zellen filtrirt. Dieses vorausgesetzt, muss unter den gegebenen Bedingungen derselbe Erfolg herauskommen, gleichviel ob die Senkung des osmotischen Druckes durch

trifft indess das oben Gesagte zu, wie sich aus der Nichtbeeinflussung der Diffusion d. Einzelbestandtheile (Lit. vgl. Ostwald, Allgem. Chem. 1892, II. Aufl., Bd. I, p. 692), sowie aus osmotischen Bestimmungen ergiebt (Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 67; de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 480).

1) Natürlich ist vorausgesetzt, dass kein Niederschlag entsteht oder dass in Folge der Umlagerung keine Bestandtheile diosmotisch aus der Zelle entfernt werden. Nach Bestimmung des Gefrierpunktes des ausgepressten Saftes liegt nach Dehérain (Compt. rend. 1896, Bd. 23, p. 898) in jungen Keimlingen der osmotische Druck zwischen 4,8—9,8 Atm.

2) De Vries, l. c., p. 541.

3) Allgemeines siehe bei Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistungen 1893, p. 296, 428; Studien z. Energetik 1892, p. 237, 248.

den Austritt von Salz, durch einen entsprechenden Stoffumsatz oder in einer anderen Weise erzeugt wird. Thatsächlich sind in vielfacher Weise chemische Reactionen denkbar, die (auch ohne Ausfällungen) plötzlich den osmotischen Druck herabsetzen und eine Regeneration des Ausgangszustandes ist in jedem Falle möglich und nothwendig [1]).

Sofern aber durch die Thätigkeit der Pflanze die Turgorkraft genügend vermindert wird, muss endlich (wie bei Plasmolyse) eine Contraction des Protoplasten aus denselben Gründen zu Wege kommen, die bei Abnahme der gelösten Substanzen die Verkleinerung der Vacuolen herbeiführen. Durch solche Operationen vermag also die Pflanze Contractionen, z. B. bei der Copulation von Spirogyra, bei gewissen Zellbildungen durch Verjüngung zu erreichen.

Die osmotische Energie ist, das ist wohl zu beachten, immer nur das mechanische Hilfsmittel, dessen sich die Pflanze zu verschiedenen Zwecken bedient und das demgemäss im Entwickelungsgang, bei Reizreactionen u. s. w. in verschiedener Weise nutzbar gemacht wird. Wenn dabei auch nur im Zellsaft oder nur im Protoplasma eine Veränderung eintritt, so wird damit immer eine Variation der Turgorspannung der Haut erzielt und zugleich müssen zur Herstellung des Gleichgewichts in der schon hervorgehobenen Weise im ganzen Systeme entsprechende Ausgleichungen eintreten.

Historisches. Nägeli [2]), der zuerst, wie p. 94 hervorgehoben wurde, die hohe Bedeutung der diosmotischen Eigenthümlichkeiten erkannte, war sich, wenigstens im Princip, über die Ursache der Turgorspannung und darüber klar, dass bei der Plasmolyse (dieses Wort stammt von de Vries) die contrahirende Lösung mit dem Zellsaft isosmotisch ist. Als sich ferner herausstellte, dass der osmotische Druck unerwartet hohe Werthe erreicht [3]), gelang es mir [4]) in der schon gekennzeichneten Weise diese Erscheinungen physikalisch aufzuhellen. Durch de Vries [5]) wurde der relative osmotische Werth verschiedener Stoffe näher ermittelt und eine allgemeine Beziehung zwischen Moleculargewicht und osmotischer Leistung dargethan. Aber erst mit dem von jeder Theorie unabhängigen Nachweis, dass bei Mangel von Exosmose die Membran gar keinen Einfluss auf die osmotische Druckhöhe hat [6]), konnte der osmotische Druck in Zellen exact und generell aus den physikalischen Erfahrungen abgeleitet werden.

---

1) Vgl. Bd. II. Auch Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 320, sowie die Studien zur Energetik 1892.

2) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 21. Näheres über dieses u. folgendes siehe Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 316. Hier ist auch hervorgehoben, dass die Anwendung von Salzlösungen z. Aufhebung d. Turgors zuerst von Dutrochet benutzt wurde.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 111; Physiol. Unters. 1873, p. 119; de Vries, Unters. über die mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877.

4) Pfeffer, Osmotische Unters. 1877.

5) de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 427.

6) Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 302; Ostwald, Allgem. Chem. 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 661. — Die Widersprüche L. Meyer's (Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1891, p. 993) beruhen auf irrigen Annahmen, wie schon van't Hoff (Zeitschr. für physika. Chem. 1892, Bd. IX, p. 477) darthat. Da ich in den Osmotisch. Unters. noch einen Einfluss der semipermeablen Haut auf die Druckhöhe annahm, so zog ich in Bezug auf die Beurtheilung des Druckes nach isosmotischem Werthe die logisch correcten Schlüsse, wenn ich auch zu der Auffassung kam, dass die Variationen der Plasmahaut keinen erheblichen Einfluss auf den Turgordruck haben dürften.

Physikalisches über den osmotischen Druck. Die Physiologie hat mit dem osmotischen Druck als einer Thatsache zu rechnen, die in keiner Weise durch theoretische Erktärungen über das Zustandekommen des Druckes verschoben wird. Uebrigens wird alles am übersichtlichsten und klarsten unter Annahme der Theorie, die van't Hoff[1]) unter Zugrundelegung meiner Untersuchungen entwickelte. Nach dieser Theorie kommt der osmotische Druck in gleicher Weise zu Stande, wie der Gasdruck. Wenn also in einer semipermeablen Zelle Zuckermolecüle im Wasser herumfliegen, so wirken diese in analoger Weise, d. h. nach dem Mariotte'schen Gesetz und Avogadro's Hypothese drückend, wie etwa Kohlensäure in einer gaserfüllten Zelle, die nicht Kohlensäure, wohl aber Wasserstoff (der hier an Stelle des Wassers tritt) diosmiren lässt, aber dieses Gas nicht verliert, weil die Zelle von Wasserstoff umgeben ist.

Nun nimmt 1 Grammmolecül Gas (z. B. 44 gr CO_2) bei 760 mm Druck und 0° C den Raum von 22,4 Liter ein, erzeugt also beim Zusammenpressen auf 1 l einen Druck von 22,4 Atm. Derselbe Druck muss also herauskommen, wenn 342 gr Rohrzucker zu einem Liter gelöst sind und danach berechnet sich für eine Lösung von 1 gr Rohrzucker in 100 ccm ein Druck von 0,655 Atm. bei 0° C und von 0,69 Atm. bei 15 C. Da aber meine directen Messungen für diese Temperatur Werthe zwischen 0,62 und 0,71 Atm. ergaben, so darf, wie es p. 120 geschah, mit Fug und Recht den osmotischen Betrachtungen der theoretisch berechnete Werth zu Grunde gelegt werden.

Natürlich ist der osmotische Druck von dem Wasser abhängig und kann mechanisch stets als Resultante aus Eintrieb und Austrieb des Wassers dargestellt werden. Sowie Gefrierpunktserniedrigung, Dampfdruck, elektrische Leitfähigkeit, für die analoge Relationen bestehen, muss der osmotische Druck jedenfalls eine Function der Zahl der Molecüle, resp. der Ionen in der Volumeinheit sein und Abweichungen von dem Moleculargewicht, resp. von den Gasgesetzen fordern desshalb unvermeidlich die Annahme partieller oder totaler Dissociation oder Association der Molecüle[2]).

Bezüglich der von mir zur Bestimmung des osmotischen Druckes angewandten Methodik muss auf meine Arbeit und auf die Sammelwerke der Physik und physikalischen Chemie verwiesen werden[3]). An diesen Stellen ist auch das Nöthige über das früher viel behandelte osmotische Aequivalent und über die submaximale Leistung der diosmirenden Körper zu finden.

Physiologische Bestimmung. Wenn man den Turgor aufhebt und das zur Wiederverlängerung nothwendige Gewicht bestimmt, so gewinnt man ein Maass für die im Leben durch die osmotische Energie geleistete Arbeit und mit der gleichzeitigen Kenntniss der zur Aufhebung der Turgorspannung nöthigen Concentration eines Salzes ist für diesen Stoff der osmotische Druckwerth bestimmt. Wurde auch aus verschiedenen Gründen mit solcher Methode nur eine annährende Bestimmung erreicht (vgl. p. 121), so gab doch die Erkennt-

---

1) Siehe Ostwald, Allgem. Chem. 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 671. Vgl. auch Pfeffer, Vacuolenhaut 1890, p. 318.

2) Vgl. van't Hoff, Berichte d. chem. Ges. 1894, p. 19.

3) Ostwald, l. c., p. 656; Winkelmann, Physik 1891, Bd. I, p. 624. Gelegentlich (Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 310) habe ich auch darauf hingewiesen, dass f. physik. Zwecke es wünschenswerth wäre, einen leichter und schneller zu handhabenden Apparat zu construiren. Wesentlich mit meinem Apparat arbeiteten Ladenburg (Berichte d. chem. Gesellsch. 1889, p. 1225); Adie (Beibl. z. Annal. d. physik. Chem. 1891, Bd. XV, p. 749). Einiges über die Technik bei Walden (Zeitschr. f. physik. Chem. 1892, Bd. 10, p. 700.

niss der hohen osmotischen Druckkräfte in der Pflanze den Anstoss zu den besprochenen physikalischen Studien[1]).

Isosmotische Bestimmungen. Der relative osmotische Werth verschiedener Körper wurde, wie schon erwähnt, besonders von de Vries[2]) näher ermittelt, der sich als Indicatorpflanzen der mit farbigem Zellsaft versehenen Epidermiszellen der Blattscheide von Curcuma rubricaulis, der Blätter von Tradescantia discolor und der Blattstielschuppen von Begonia manicata bediente. Zu empfehlen, weil jederzeit zu haben, ist Tradescantia discolor, bei welcher die aneinander stossenden Oberhautzellen auf und nächst der Mittelrippe einen ziemlich übereinstimmenden Turgor besitzen (im Mittel 0,12 Aequiv. = 1,2 Volproc. Kaliumnitrat). Bringt man geeignete Abschnittchen in Gläschen mit 5—10 ccm Flüssigkeit, so ist nach 1/2 bis 1 1/2 Stunden der Gleichgewichtszustand erreicht und unter Ermittelung derjenigen Concentration, bei welcher die Mehrzahl der Zellen den Beginn der Plasmolyse erkennen lässt (Fig. 10, p. 116), ist es möglich, für nicht diosmirende und nicht schädliche Stoffe die nöthige Concentration bis auf einen 0,01—0,02 Aequ. (= 0,1—0,2 Proc.) Kaliumnitrat entsprechenden Werth exact zu ermitteln.

Mit beginnender Plasmolyse ist natürlich der osmotische Druckwerth der Aussenflüssigkeit selbst dann ein wenig höher als die in der turgescenten Zelle wirksame Kraft, wenn die Zellhaut gar keine elastische Contraction erfährt. Bei ansehnlicher Contraction muss für die richtige Ermittelung der in der gespannten Zelle wirksamen Turgorkraft nothwendig die Volumabnahme berücksichtigt werden. Turgorschwankungen aber, die nach einer vorübergehenden Reaction sehr bald wieder ausgeglichen werden, sind mit der plasmolytischen Methode überhaupt nicht bestimmbar[3]).

Die vom Turgor abhängigen Dimensions- und Gestaltsänderungen können natürlich ebenfalls für unsere Zwecke nutzbar gemacht werden und in der That hat de Vries (l. c. p. 484) die Ausgleichungen der von der Gewebespannung herrührenden Krümmung an gespaltenen Sprossen erfolgreich zur Ermittelung isosmotischer Werthe benutzt. Auf die für solches Ziel benutzten anderweitigen physiologischen Methoden[4]) braucht hier ebensowenig eingegangen zu werden wie auf die physikalischen Methoden[5]).

Tabellarische Zusammenstellung. In dieser ist für jeden Körper (unter III) das Moleculargewicht und in der Verticalreihe VI die Gewichtsmenge angegeben, welche an Stelle von 0,1 Moleculargewicht (= 10,1 gr) Kaliumnitrat im Liter gelöst sein muss, um eine isosmotische Wirkung hervorzubringen. Da diese

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877. Vorwort. — Ueber solche Druckbestimmung vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 122 u. Periodische Bewegungen 1875, p. 105, 111; Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 309; de Vries, Mechan. Unters. über Zellstreckung 1877, p. 118 u. Jahrb. für wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 529. Weitere Lit. findet sich in diesen Arbeiten.

2) de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 441.

3) Pfeffer, Energetik 1892, p. 228.

4) Dahin zählt die Verwendung der rothen Blutkörperchen durch Hamburger Zeitschr. für physikal. Chemie 1890, Bd. 6, p. 319). Vgl. auch Köppen (ebenda 1895, Bd. 16, p. 261). Auf bestimmte Eigenschaften der Bacterien suchte Wladimiroff ebenda 1891, Bd. 7, p. 528) eine Methode zu begründen, die aber thatsächlich nicht zulässig ist, wie bei A. Fischer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 153) zu ersehen ist.

5) Vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 666. Bei dem bestehenden Zusammenhang würde man z. B. auch aus der Dampfspannung auf den in einem Gewebe bestehenden mittleren osmotischen Werth schliessen können.

Salpeterlösung nahezu 1 Proc. enthält, so ist aus dieser Columne zugleich annährend zu ersehen, um wieviel für gleiche Wirkung die Lösung eines Körpers concentrirter sein muss, als die 1 Proc. Salpeterlösung. Wird der osmotische Werth der 1,01 Proc. enthaltenden Salpeterlösung als Einheit genommen, so zeigt Columne V an, welchem Salpeterwerth die 1 proc. Lösung von Salpeter und anderen Körpern entspricht.

Vermöge der Dissociation steht, wie schon p. 120 mitgetheilt wurde, die relative Leistung nicht in demselben Verhältniss wie das Moleculargewicht. Unter Benutzung der abgerundeten Coefficienten in IV ergiebt sich demgemäss z. B. in Bezug auf Salpeter die in Columne VI verzeichnete isotonische Menge von Rohrzucker, indem das Moleculargewicht dieses mit 3/2 multiplicirt wird. Freilich geht auch aus den Erfahrungen über Dampfspannung, elektrischer Leitfähigkeit u. s. w. hervor, dass die Beziehungen verschiedener Körper, wie auch zu erwarten ist, nicht durch solche ganzzahlige Coefficienten ausgedrückt werden. Doch sind diese abgerundeten Werthe, wenigstens für die hier aufgeführten Stoffe, von den empirisch gefundenen (Columne IV) nicht sehr verschieden. Und da es sich für physiologische Zwecke zunächst nur um annähernde Werthe handelt, sind in den Reihen V—VII diejenigen Werthe beibehalten, die sich mit Hilfe der abgerundeten Coefficienten in Bezug auf Kaliumnitrat ergeben. Dass die Benutzung dieser abgerundeten Werthe und die entsprechende Gruppirung der Stoffe für physiologische Betrachtungen mancherlei Vortheile gewährt, geht auch aus früheren Betrachtungen hervor (p. 124)[1].

Mit Bezug auf den für Rohrzucker ermittelten Druck (p. 120) ist in Columne VII für die 1 gr in 100 ccm enthaltenden Lösungen der osmotische Druck, sowie sich dieser aus den in VI verzeichneten relativen Werthen berechnet, in Atmosphären und in cm Quecksilber angeführt. Hinzugefügt ist auch der seiner Zeit von mir für Dextrin und arabisches Gummi gefundene Druck, nach welchem der für diese Stoffe in Columne VI verzeichnete Werth berechnet ist.

I	II	III	IV		V	VI	VII	
Stoff	Formel	Molecular-gewicht.	Isosmotischer Coefficient		Salpeterwerth der 1proc. Lösungen in Bezug auf d. 1,01 Proc. Kali-Salpeter enthaltende Lösung	Concentration der Lösung, die isosmotisch ist mit einer Lösung, welche 0,1 Mol.-Gew. Kali-Salpeter im Lit. enthält	Osmotischer Druck der 1 g in 100 ccm enthaltenden Lösungen	
			Gefunden	Abgerundet			Atmosphären	cm Hg
Rohrzucker	$C_{12}H_{22}O_{11}$	342	1,88	2	0,195	5,13	0,69	52,4
Dextrose und Lävulose	$C_6H_{12}O_6$	180	1,88	2	0,37	2,70	1,25	99,5
Glycerin	$C_3H_8O_3$	92	1,78	2	0,73	1,39	2,54	193,3
Citronensäure	$C_6H_8O_7$	192	2,02	2	0,35	2,88	1,23	93,3
Weinsäure	$C_4H_6O_6$	150	2,02	2	0,44	2,25	1,57	119,4
Aepfelsäure	$C_4H_6O_5$	134	1,98	2	0,50	2,01	1,76	133,7
Oxalsäure	$C_2H_2O_4$	90		2	0,74	1,35	2,62	199,0

1) Diese Tabelle ist den Zusammenstellungen u. Untersuchungen von de Vries (Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 536; Botan. Zeitung 1888, p. 229) entnommen. Die Druckwerthe sind nach den von mir ermittelten Werthen hinzugefügt.

I	II	III	IV		V	VI	VII	
Stoff	Formel	Moleculargewicht	Isosmotischer Coefficient		Salpeterwerth der 1 proc. Lösungen in Bezug auf d. 1,01 proc. Kali-Salpeter enthaltende Lösung	Concentration der Lösung, die isosmotisch ist mit einer Lösung, welche 0,1 Mol.-Gew. Kali-Salpeter im Liter enthält	Osmotischer Druck der 1 g in 100 ccm enthaltenden Lösungen	
			Gefunden	Abgerundet			Atmosphären	cm Hg
Salpetersaures Kalium	KNO_3	101	3,0	3	0,99	1,01	3,50	266
Salpetersaures Natrium	$NaNO_3$	85	3,0	3	1,18	0,85	4,16	316,1
Chlorkalium	KCl	74,5	3,0	3	1,34	0,74	4,77	363,0
Chlornatrium	$NaCl$	58,5	3,0	3	1,71	0,58	6,09	463,2
Chlorammonium	NH_4Cl	53,5	3,0	3	1,87	0,53	6,67	506,8
Monokaliumcitrat	$KH_2C_6H_5O_7$	130	3,05	3	0,77	1,30	2,72	206,7
Oxalsaures Kalium	$K_2C_2O_4$	166	3,93	4	0,80	1,24	2,85	216,7
Schwefelsaures Kalium	K_2SO_4	174	3,90	4	0,77	1,30	2,72	206,7
Dikaliumphosphat	K_2HPO_4	174	3,96	4	0,77	1,30	2,72	206,7
Dikaliumtartarat	$K_2C_4H_4O_6$	226	3,99	4	0,59	1,69	2,09	159,0
Dikaliummalat	$K_2C_4H_4O_5$	210	4,11	4	0,63	1,57	2,25	171,1
Dikaliumcitrat	$K_2HC_6H_5O_7$	268	4,08	4	0,50	2,01	1,75	133,6
Trikaliumcitrat	$K_3C_6H_5O_7$	306	5,01	5	0,54	1,84	1,92	146,0
Aepfelsaures Magnesium	$MgC_4H_4O_5$	156	1,88	2	0,48	2,34	1,51	114,8
Schwefelsaures Magnesium	$MgSO_4$	120	1,96	2	0,56	1,80	1,93	149,2
Citronensaures Magnesium	$Mg_3(C_6H_5O_7)_2$	450	3,88	4	0,30	3,37	1,05	79,7
Chlormagnesium	$MgCl_2$	95	4,33	4	1,40	0,71	4,98	378,4
Chlorcalcium	$CaCl_2$	111	4,33	4	1,20	0,83	4,26	323,6
Arabisches Gummi						41,32	0,085	6,5
Dextrin						16,18	0,218	16,6

§ 25. Hinweis auf specifische Thätigkeiten und Fähigkeiten.

Mit einer functionellen Arbeitstheilung pflegen die Glieder einer Pflanze in verschiedener Weise für Aufnahme und Ausgabe von Stoffen thätig und in Anspruch genommen zu sein. Diese Bethätigung wird im Grossen und Ganzen

durch die im Allgemeinen besprochenen Mittel und Einrichtungen bestimmt und geregelt; also vornehmlich durch die specifischen Bedürfnisse und Stoffwechselthätigkeiten, durch die Befähigung, Gasen sowie flüssigen und gelösten Körpern den Durchtritt zu gestatten, ferner durch die Qualität und die nähere Zusammensetzung des umgebenden Mediums. Was letzteres anbelangt, so ist es selbstverständlich, dass die in Luft ragenden Theile wesentlich für den Austausch gas- und dampfförmiger Körper in Anspruch genommen sind, während durch die in Wasser oder in einem festen Substrate befindlichen Glieder der Pflanze Wasser und gelöste Stoffe zugeführt werden müssen. Jedoch nehmen die verschiedenen von Wasser umspülten Glieder — und Gleiches gilt für die in Luft ragenden — schon desshalb nicht in gleichem Maasse Stoffe auf, weil neben der diosmotischen Qualität der Stoffumsatz mitbestimmend eingreift. Desshalb wird in den Zellen einer Conferva, sofern die Zellen nicht ganz gleich functioniren, mindestens in quantitativer Hinsicht ein Unterschied in der aufnehmenden und ausgebenden Thätigkeit zur Geltung kommen und ein solcher Unterschied, der schon bei der submersen einzelligen Caulerpa mit der Gliederung in Spross und Wurzelsystem nicht fehlt, ist bei dem einzelligen Mucor damit geschaffen, dass sich ein Sporangiumträger aus dem im Substrat steckenden Mycelium in die Luft erhebt.

In der normalen Thätigkeit wird aber sehr gewöhnlich die Gesammtheit aller Fähigkeiten nicht oder doch nicht in vollem Maasse in Anspruch genommen und sowie die im Wasser lebenden Organe der Luft direct Gase zu entziehen vermögen, kommt andererseits den in Luft lebenden Gliedern in mehr oder minder hohem Grade die Fähigkeit zu, Wasser und die darin gelösten Stoffe aufzunehmen. Absolut unfähig hierzu ist wohl kein Blatt und kein Stengeltheil, sofern, nöthigenfalls durch Entfernung der vorhandenen Wachsschicht, für Benetzung gesorgt ist. Jedoch wird durch Cuticula oder Kork die Aufnahme oft derart eingeengt, dass sie praktisch nicht in Betracht kommt und dass auf diesem Wege selbst unter den günstigsten Versuchsbedingungen der Transspirationsverlust nicht gedeckt oder das Bedürfniss einer Pflanze nach Nährstoffen nicht befriedigt werden kann (vgl. § 21).

Die Glieder einer Pflanze müssen nothwendig so beschaffen sein, dass sie unter den Verhältnissen und Bedingungen, unter welchen sie normaler Weise leben und functioniren, den eigenen und den Gesammtbedürfnissen des Organismus gerecht zu werden und sich selbst am Leben zu erhalten vermögen. Man gewinnt desshalb über die normale Inanspruchnahme der Organe eine allgemeine Orientirung, wenn man, unter richtiger Erwägung und voller Würdigung aller Verhältnisse, die Bedeutung und die Function der Organe, die Herkunft und die Verwendung von Wasser und Nährstoffen, sowie das umgebende Medium und die von den äusseren Bedingungen abhängigen Beeinflussungen ins Auge fasst. In solchen Erwägungen ist es auch verständlich, dass bei den in Luft ragenden Organen, sofern sie nicht austrocknen dürfen, die Aufnahmefähigkeit für Wasser und Salze stark herabgesetzt ist, während die in Wasser oder in Erde befindlichen Organe, oder wenigstens deren besonders aufnahmefähige Theile schon wegen des Austrocknens zu einem Luftleben nicht befähigt sind. Allgemein muss, während es auf die Erreichung eines bestimmten Zieles abgesehen ist, zugleich den Existenzbedingungen und den übrigen Bedürfnissen

Rechnung getragen sein. Demgemäss ist auch eine correlative Ausbildung und Fortbildung z. B. von Spross- und Wurzelsystem unerlässlich, welches letztere mit der Ausbreitung gleichzeitig der Befestigung und der Aufnahmethätigkeit Genüge leistet. Uebrigens sind, wie schon allgemein betont wurde (§. 6), Glieder ungleicher morphologischer Dignität mit gleichsinnigen physiologischen Functionen betraut und umgekehrt.

An einem Organe functioniren aber nicht alle Theilstücke gleichwerthig und hinsichtlich der Stoffaufnahme pflegen diejenigen Theile am wenigsten durchlässig für Wasser und gelöste Stoffe, aber auch für Gase und Wasserdampf zu sein, an denen Cuticula oder Korkschichten am besten ausgebildet sind. Dieserhalb sind z. B. die älteren Theile der Wurzelsysteme der Regel nach in geringem Grade für die Einführung von Stoffen in die Pflanze thätig, während an jüngeren Theilen die späterhin absterbenden Wurzelhaare die Austauschfähigkeit in hohem Grade unterstützen. Uebrigens ist da, wo es auf Austausch von Wasser und Salzen ankommt, wie schon besprochen ist (§. 21), die Cuticula in einem permeablen Zustand erhalten, während andernfalls durch stärkere Entwickelung und insbesondere durch Imprägnation der Cuticula mit wachsartigen u. s. w. Stoffen die Durchlässigkeit für Wasser und Salze, aber auch für Gase und Wasserdampf mehr oder minder herabgesetzt wird. Das pflegt demgemäss an den in Luft ragenden Theilen der Fall zu sein, an welchen aber (wie ebenfalls schon § 15 betont wurde), wenigstens bei höheren Pflanzen zumeist durch Spaltöffnungen oder auch durch Lenticellen für den Austausch offene Ausführungsgänge von Gasen und Wasserdampf hergestellt sind.

Die Austauschthätigkeit wird aber direct und indirect durch alle die Eingriffe beeinflusst, welche Actionen im Organismus erwecken oder vorhandene in andere Bahnen lenken. So bringt die fortschreitende Entwickelung Modificationen mit sich, indem u. a. die Qualität der aufnehmenden Häute, die Thätigkeit in der Pflanze und in ihren Gliedern oder auch die äusseren Verhältnisse Veränderungen erfahren. Was letzteres anbelangt, erinnere ich z. B. daran, dass die Samenlappen von Ricinus, von Pinus u. a. zunächst Nährstoffe aus dem Endosperm aufsaugen, um weiterhin als grüne Laubblätter zu functioniren, dass sich die jungen Blätter von Butomus, Nymphaea zuerst unter Wasser, später theilweise oder ganz über Wasser befinden. Uebrigens ist es nicht nöthig, anderweitige Veränderungen auszumalen, welche durch den Entwickelungsgang herbeigeführt werden, oder Pflanzen aufzuzählen, welche befähigt sind, sowohl im Wasser als auf dem Lande zu leben, oder die nach einem parasitischen Stadium sich saprophytisch ernähren.

Eine Schilderung der überaus mannigfachen Einrichtungen und Anpassungen, mit deren Hilfe bei den einzelnen Pflanzen der Versorgung mit Nahrung und Wasser, überhaupt dem nöthigen Verkehr mit der Aussenwelt Genüge geleistet wird, ist nicht die Aufgabe einer allgemeinen Physiologie, sondern der speciellen Oekologie. Es kann sich in Folgendem also nur um den Hinweis auf einige allgemeiner vorkommende Beziehungen und Verhältnisse handeln und da Parasiten und Saprophyten besser im Vereine mit dem Gewinn der organischen Nahrung besprochen werden, so ist hier auf diese keine besondere Rücksicht genommen.

durch die im Allgemeinen besprochenen Mittel und Einrichtungen bestimmt und geregelt; also vornehmlich durch die specifischen Bedürfnisse und Stoffwechselthätigkeiten, durch die Befähigung, Gasen sowie flüssigen und gelösten Körpern den Durchtritt zu gestatten, ferner durch die Qualität und die nähere Zusammensetzung des umgebenden Mediums. Was letzteres anbelangt, so ist es selbstverständlich, dass die in Luft ragenden Theile wesentlich für den Austausch gas- und dampfförmiger Körper in Anspruch genommen sind, während durch die in Wasser oder in einem festen Substrate befindlichen Glieder der Pflanze Wasser und gelöste Stoffe zugeführt werden müssen. Jedoch nehmen die verschiedenen von Wasser umspülten Glieder — und Gleiches gilt für die in Luft ragenden — schon desshalb nicht in gleichem Maasse Stoffe auf, weil neben der diosmotischen Qualität der Stoffumsatz mitbestimmend eingreift. Desshalb wird in den Zellen einer Conferva, sofern die Zellen nicht ganz gleich functioniren, mindestens in quantitativer Hinsicht ein Unterschied in der aufnehmenden und ausgebenden Thätigkeit zur Geltung kommen und ein solcher Unterschied, der schon bei der submersen einzelligen Caulerpa mit der Gliederung in Spross und Wurzelsystem nicht fehlt, ist bei dem einzelligen Mucor damit geschaffen, dass sich ein Sporangiumträger aus dem im Substrat steckenden Mycelium in die Luft erhebt.

In der normalen Thätigkeit wird aber sehr gewöhnlich die Gesammtheit aller Fähigkeiten nicht oder doch nicht in vollem Maasse in Anspruch genommen und sowie die im Wasser lebenden Organe der Luft direct Gase zu entziehen vermögen, kommt andererseits den in Luft lebenden Gliedern in mehr oder minder hohem Grade die Fähigkeit zu, Wasser und die darin gelösten Stoffe aufzunehmen. Absolut unfähig hierzu ist wohl kein Blatt und kein Stengeltheil, sofern, nöthigenfalls durch Entfernung der vorhandenen Wachsschicht, für Benetzung gesorgt ist. Jedoch wird durch Cuticula oder Kork die Aufnahme oft derart eingeengt, dass sie praktisch nicht in Betracht kommt und dass auf diesem Wege selbst unter den günstigsten Versuchsbedingungen der Transspirationsverlust nicht gedeckt oder das Bedürfniss einer Pflanze nach Nährstoffen nicht befriedigt werden kann (vgl. § 21).

Die Glieder einer Pflanze müssen nothwendig so beschaffen sein, dass sie unter den Verhältnissen und Bedingungen, unter welchen sie normaler Weise leben und functioniren, den eigenen und den Gesammtbedürfnissen des Organismus gerecht zu werden und sich selbst am Leben zu erhalten vermögen. Man gewinnt desshalb über die normale Inanspruchnahme der Organe eine allgemeine Orientirung, wenn man, unter richtiger Erwägung und voller Würdigung aller Verhältnisse, die Bedeutung und die Function der Organe, die Herkunft und die Verwendung von Wasser und Nährstoffen, sowie das umgebende Medium und die von den äusseren Bedingungen abhängigen Beeinflussungen ins Auge fasst. In solchen Erwägungen ist es auch verständlich, dass bei den in Luft ragenden Organen, sofern sie nicht austrocknen dürfen, die Aufnahmefähigkeit für Wasser und Salze stark herabgesetzt ist, während die in Wasser oder in Erde befindlichen Organe, oder wenigstens deren besonders aufnahmefähige Theile schon wegen des Austrocknens zu einem Luftleben nicht befähigt sind. Allgemein muss, während es auf die Erreichung eines bestimmten Zieles abgesehen ist, zugleich den Existenzbedingungen und den übrigen Bedürfnissen

Rechnung getragen sein. Demgemäss ist auch eine correlative Ausbildung und Fortbildung z. B. von Spross- und Wurzelsystem unerlässlich, welches letztere mit der Ausbreitung gleichzeitig der Befestigung und der Aufnahmethätigkeit Genüge leistet. Uebrigens sind, wie schon allgemein betont wurde (§. 6), Glieder ungleicher morphologischer Dignität mit gleichsinnigen physiologischen Functionen betraut und umgekehrt.

An einem Organe functioniren aber nicht alle Theilstücke gleichwerthig und hinsichtlich der Stoffaufnahme pflegen diejenigen Theile am wenigsten durchlässig für Wasser und gelöste Stoffe, aber auch für Gase und Wasserdampf zu sein, an denen Cuticula oder Korkschichten am besten ausgebildet sind. Dieserhalb sind z. B. die älteren Theile der Wurzelsysteme der Regel nach in geringem Grade für die Einführung von Stoffen in die Pflanze thätig, während an jüngeren Theilen die späterhin absterbenden Wurzelhaare die Austauschfähigkeit in hohem Grade unterstützen. Uebrigens ist da, wo es auf Austausch von Wasser und Salzen ankommt, wie schon besprochen ist (§. 21), die Cuticula in einem permeablen Zustand erhalten, während andernfalls durch stärkere Entwickelung und insbesondere durch Imprägnation der Cuticula mit wachsartigen u. s. w. Stoffen die Durchlässigkeit für Wasser und Salze, aber auch für Gase und Wasserdampf mehr oder minder herabgesetzt wird. Das pflegt demgemäss an den in Luft ragenden Theilen der Fall zu sein, an welchen aber (wie ebenfalls schon § 15 betont wurde), wenigstens bei höheren Pflanzen zumeist durch Spaltöffnungen oder auch durch Lenticellen für den Austausch offene Ausführungsgänge von Gasen und Wasserdampf hergestellt sind.

Die Austauschthätigkeit wird aber direct und indirect durch alle die Eingriffe beeinflusst, welche Actionen im Organismus erwecken oder vorhandene in andere Bahnen lenken. So bringt die fortschreitende Entwickelung Modificationen mit sich, indem u. a. die Qualität der aufnehmenden Häute, die Thätigkeit in der Pflanze und in ihren Gliedern oder auch die äusseren Verhältnisse Veränderungen erfahren. Was letzteres anbelangt, erinnere ich z. B. daran, dass die Samenlappen von Ricinus, von Pinus u. a. zunächst Nährstoffe aus dem Endosperm aufsaugen, um weiterhin als grüne Laubblätter zu functioniren, dass sich die jungen Blätter von Butomus, Nymphaea zuerst unter Wasser, später theilweise oder ganz über Wasser befinden. Uebrigens ist es nicht nöthig, anderweitige Veränderungen auszumalen, welche durch den Entwickelungsgang herbeigeführt werden, oder Pflanzen aufzuzählen, welche befähigt sind, sowohl im Wasser als auf dem Lande zu leben, oder die nach einem parasitischen Stadium sich saprophytisch ernähren.

Eine Schilderung der überaus mannigfachen Einrichtungen und Anpassungen, mit deren Hilfe bei den einzelnen Pflanzen der Versorgung mit Nahrung und Wasser, überhaupt dem nöthigen Verkehr mit der Aussenwelt Genüge geleistet wird, ist nicht die Aufgabe einer allgemeinen Physiologie, sondern der speciellen Oekologie. Es kann sich in Folgendem also nur um den Hinweis auf einige allgemeiner vorkommende Beziehungen und Verhältnisse handeln und da Parasiten und Saprophyten besser im Vereine mit dem Gewinn der organischen Nahrung besprochen werden, so ist hier auf diese keine besondere Rücksicht genommen.

§ 26. Ausblick auf die Bedeutung des Wurzelsystems.

Mit der Gliederung in Spross- und Wurzelsystem hat letzteres bei Landpflanzen allgemein für die Befestigung im Boden, sowie für den Gewinn von Wasser und Nährstoffen zu sorgen und um diesen Hauptaufgaben, trotz der steigenden Inanspruchnahme, dauernd genügen zu können, muss nothwendig mit der Vergrösserung des sich entwickelnden oberirdischen Sprosssystems auch das Wurzelsystem durch Verstärkung und Ausbreitung eine bessere Verankerung und die Befähigung zu reichlicherer Stoffzufuhr herstellen. Diesen Forderungen entspricht in der That die Ausbildung des subterranen Absorptions- und Befestigungssystems bei den höchsten, wie bei den niedersten Pflanzen, also auch bei den Pilzen, die auf den Gewinn organischer Nahrung angewiesen sind. Die mannigfachen specifischen Eigenthümlichkeiten vermögen wir indess hier nicht zu verfolgen und werden uns desshalb mit einem Ausblick auf das typische Wurzelsystem der höheren Pflanzen begnügen.

Nach dem Eindringen der Keimwurzel in den Boden[1]) beginnt bald die Entwickelung von Seitenwurzeln, die durch erhebliches Längenwachsthum, durch sogenannte Triebwurzeln, zunächst neues Terrain erobern, dessen Ausbeutung begünstigt wird durch die nach allen Richtungen ausstrahlenden Auszweigungen mit begrenztem Längenwachsthum, durch die Saug- oder Faserwurzeln[2]). In das zwischenliegende Terrain dringen dann noch weiter die den meisten Landpflanzen zukommenden Wurzelhaare ein, durch welche die aufnehmende Oberfläche erheblich, oft um das 5—12fache vergrössert wird[3]). Wie die ganze Wurzel schmiegen sich besonders die Wurzelhaare, Rhizoiden etc. den Bodentheilchen innigst an und vielfach treten dabei Umwachsungen und Verwachsungen ein, durch welche die Wurzelhaare absonderliche Gestaltungen annehmen und oft die Bodentheilchen derart umfassen, dass eine Trennung ohne Verletzung unmöglich ist. (Fig. 11)[4]).

Die Wurzeltheile sind nur begrenzte Zeit von Bedeutung für die Aufnahme. Denn, wie die bekannte Verfärbung lehrt, sterben Hand in Hand mit der Bildung von Korkschichten[5]) die Aussenrinde und mit dieser die Wurzelhaare der etwas älteren Theile ab und damit geht die Befähigung zur Stoffaufnahme fast ganz

1) Die Wasseraufnahme und die Quellung der Samen kann hier nicht behandelt werden. Bekannt ist übrigens, dass manche Samenschalen nur schwierig Wasser eindringen lassen, so dass das Quellen durch Anschneiden sehr bedeutend beschleunigt wird. Bei anderen Samen tritt Wasser wesentlich oder doch bevorzugt an bestimmten Stellen ein. Vgl. hierüber und über d. Verlauf d. Quellung Detmer, Physiologie des Keimungsprocesses 1880 und die andere § 12 citirte Lit. Ueber bestimmte Aufnahmestellen für Wasser siehe auch Mattirolo u. Buscaloni, Bot. Ztg. 1890, p. 397; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1884, p. 313. — Ueber die erste Befestigung beim Keimen vgl. u. a. Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1885, I, p. 537.

2) Th. Hartig, Anatom. u. Physiol. d. Holzpflanzen 1878, p. 251; Resa, Ueber die Periode d. Wurzelbildung. Bonner Dissertation 1877; Frank, Lehrb. 1892, Bd. I, p. 306.

3) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1883, Bd. I, p. 140.

4) Vgl. Fr. Schwarz, l. c., p. 142, 179.

5) Höveler, Bot. Zeitung 1877, p. 785.

verloren. Da ausserdem die Saugwurzeln nach zeitlich begrenzter Existenz häufig ganz zu Grunde gehen, so wird nur durch fortwährenden Zuwachs und durch Neuproduction die zureichende Functionstüchtigkeit des Wurzelsystems erhalten, das im allgemeinen mit der Ausbreitung und Verzweigung seine aufnahmetüchtige Oberfläche vergrössert. Vermöge des Anhaftens von Bodentheilchen an den Wurzelhaaren erscheinen die Wurzeln, wenn sie vorsichtig aus

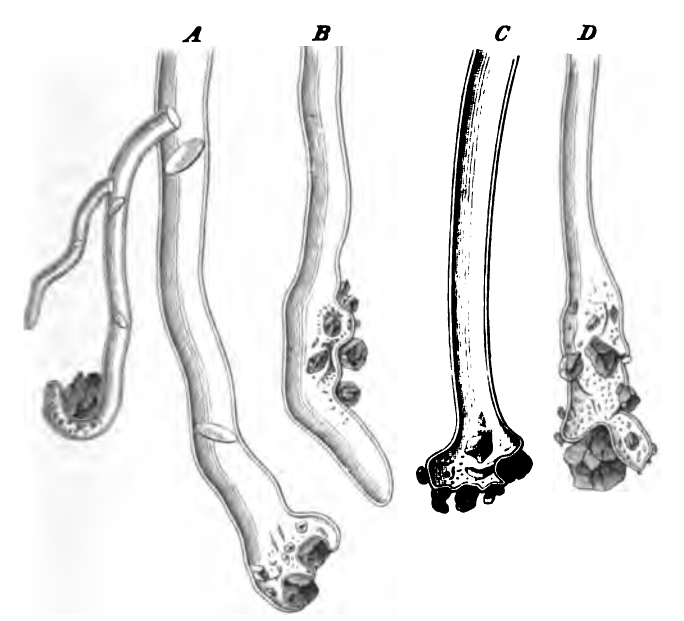




Fig. 11. *A* Rhizoid von Polytrichum juniperinum und *B* von Marchantia polymorpha ($^{300}/_{1}$). *C* Wurzelhaar von Poa annua. *D* dgl. von Draba verna ($^{320}/_{1}$). Die Präparate wurden durch ganz leichtes Abschwenken der Objecte in Wasser gewonnen.

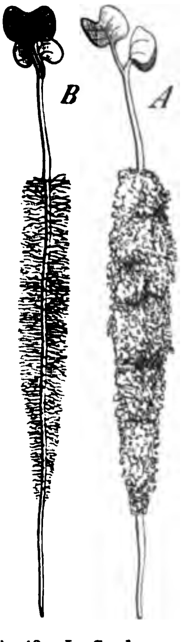


Fig. 12. In Sand erwachsene Keimpflanzen von Sinapis alba. *A* wurde erhalten, indem der etwas feuchte Sand gelinde abgeschüttelt wurde. In *B* sind die Sandkörner durch Schwenken in Wasser entfernt. (Nach Sachs.)

dem Boden gehoben werden, nur so weit mit anhaftenden Bodentheilchen umhüllt, als Wurzelhaare vorhanden sind[1]). Demgemäss ist die Wurzel der in Fig. 12 dargestellten Keimpflanze von Sinapis alba bis auf die von Wurzelhaaren freie Spitze mit einem sog. Höschen umgeben, während das schon weiter entwickelte Wurzelsystem von Triticum vulgare (Fig. 13, p. 134) nur an den Wurzeltheilen eine Umhüllung mit Bodentheilen aufzuweisen hat.

Aus obigem erklärt sich, dass, wie schon de la Baisse[2]) beobachtete, Pflanzen viel langsamer welken, wenn nur jüngere Wurzeltheile in Wasser tauchen, als wenn allein ältere Wurzeltheile in Contact mit Wasser kommen.

---

1) Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 113. — Durch Einbetten in mit Formol versetzte Gelatine stelle ich Dauerpräparate her, die sich zur Demonstration eignen. Vortheihaft ist es dabei, solche Wurzeln zu verwenden, die anstatt in Erde in Smirgel cultivirt sind.

2) De la Baisse, nach Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 148. Aehnliche Versuche mit Rettigwurzeln bei Senebier (Physiol. végét. 1800, Bd. I, p. 311 u. bei Meyen, Physiol. 1838, Bd. 2, p. 18).

De la Baisse führte seine Versuche aus, indem er die jüngeren Wurzeltheile durch das Ausflussrohr eines Trichters steckte, einen Abschluss mittelst Wachs herstellte und durch Füllen des Trichters mit Wasser allein die älteren Theile in Berührung mit Wasser brachte. Ferner lässt sich z. B. mit Hilfe von speicherungsfähigen Anilinfarben nachweisen, dass merkliche Mengen dieser Stoffe, selbst im Laufe einiger Tage, nicht in das Innere älterer Wurzeltheile gelangen, während jüngere Wurzeltheile die Farbstoffe sehr schnell aufnehmen[1]). Durch derartige Versuche, sowie durch die Verlangsamung der plasmolytischen Wirkung ist ferner zu erkennen, dass auch bei Conferva, Rhizoiden von Moosen u. s. w. im Allgemeinen mit dem Alter die Durchlässigkeit der Zellwände abnimmt. Die Annahme de Candolle's[2]) (die übrigens schon bei Grew auftauchte), nach welcher die Aufnahme von Wasser und gelösten Stoffen wesentlich durch die wie ein Schwamm wirkende Wurzelhaube vermittelt wird, ist unklaren Vorstellungen über die Stoffaufnahme entsprungen und zudem durch Ohlert[3]) experimentell widerlegt worden.

Fig. 13. In humösem Gartenboden erwachsene Keimpflanze von Triticum vulgare. Nach Abschütteln der Erde haftet diese nur noch an den Wurzelhaare führenden Partien e'. Bei e fehlen die Wurzelhaare und die Seitenwurzeln n sind theilweise abgestorben. (Nach Sachs.)

Der Modus der Bewurzelung ist bekanntlich specifisch verschieden. So haben manche Pflanzen ein nur wenig entwickeltes Wurzelsystem und stellen frühzeitig das weitere Vordringen im Boden ein, während bei anderen Pflanzen das Erobern von neuem Terrain lange andauert und zur Entwickelung von sehr ausgebreiteten Wurzelsystemen führt. Dabei haben wieder manche Pflanzen, wie Klee, Rothtanne, das Bestreben tief einzudringen und vermögen tiefgelegene Bodenschichten auszubeuten, in welche die flachwurzeligen Pflanzen gewöhnlich nicht gelangen. Diese beherrschen aber, wie z. B. Kiefer und Pyramidenpappel, durch Ausbreitung in den

1) Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 201.

2) De Candolle, Organographie végét. 1827, Bd. I, p. 260; Physiol. übersetzt von Röper 1833, Bd. I, p. 50.

3) Ohlert, Linnaea 1837, Bd. 11, p. 624. Ueber haubenlose Wurzeln vgl. Waage, Berichte d. Bot. Gesellsch. 1891, p. 132.

oberen Bodenschichten eine grosse Bodenmasse und die weite Erstreckung wird zuweilen, wie bei Pappeln schon äusserlich, durch den sogen. Wurzelausschlag bemerklich.

Sehr oft sind freilich die Pflanzen gezwungen sich in der Ausbildung ihres Wurzelsystems an die Bodenverhältnisse zu accommodiren und schon dieserhalb wird für eine bestimmte Pflanzenart zwischen den oberirdischen und unterirdischen Organen kein constantes Verhältniss eingehalten. Dieses Verhältniss ist erst recht bei verschiedenen Arten in weiten Grenzen variabel und gar nicht selten ist Pflanzen, die sich nicht hoch aus dem Substrat in die Luft erheben, eine relativ gewaltige Entwickelung des Wurzelsystems eigenthümlich. Das ist auch u. a. bei vielen Moosen und Pilzen der Fall, und bekanntlich erstreckt sich das Mycelium eines Hutpilzes oft weithin durch den Boden.

Um zu zeigen, welche ansehnliche Entwickelung ein Wurzelsystem schon in kürzerer Zeit erreicht, sollen hier vergleichende Beobachtungen Nobbe's[1]) über die flachwurzelige Kiefer (Pinus sylvestris) und über die mehr tiefwurzelige Rothtanne (Pinus abies) mitgetheilt werden. An einjährigen Pflanzen, die in Glascylindern in einem mit Nährlösung getränkten Sandboden cultivirt waren, wurde die Gesammtlänge der in einem Jahre gebildeten Wurzeln bei der Kiefer zu 12 Meter, bei der Rothtanne zu 2 m bestimmt und für die Gesammtoberfläche wurden bei der Kiefer 20515 qmm, bei der Rothtanne 4139 qmm gefunden. Durch die mächtige Ausbreitung der Wurzeln beherrschte die Kiefer schon nach 6 Monaten einen Bodenraum, dessen Volumen gleich kam einem umgekehrten Conus von 80—90 cm Höhe und fast 2000 qcm Grundfläche. Hiernach ist verständlich, dass die Kiefer auch noch auf sehr schlechtem Boden gedeiht und trotz der Flachwurzligkeit genügend im Boden verankert und befestigt wird.

Bei schnell wachsenden Pflanzen wird im Laufe einer sommerlichen Vegetationsperiode oft eine noch weit ansehnlichere Ausbreitung des Wurzelsystems erreicht. So schätzt Nobbe bei Getreidearten die Gesammtlänge aller Wurzeln zur Zeit der Fruchtreife auf 500—600 m; S. Clark für einen grossen Kürbis auf 25 Kilometer und eine solche Pflanze dürfte wohl einen cbm Erde beherrschen. Erwähnt sei noch, dass auf tiefgründigem und sehr lockerem Sandboden die Wurzeln von Roggen, Senf bis zur Tiefe von 1 m, bei dem (perennirenden) Klee und bei Lathyrus sylvestris mit der Zeit bis zu 2 und 3 m eindringen. Ferner sei auf die Zusammenstellungen Schumacher's hingewiesen, in der vergleichend das Trockengewicht von Wurzel- und Sprosssystem für verschiedene Culturpflanzen angeführt ist[2]).

Die Bewurzelung einer Pflanze fällt bekanntlich unter dem Einfluss äusserer Bedingungen recht ungleichartig aus. Gar oft ist dem Wurzelsystem wegen der Widerstände im Boden nur ein bestimmtes Bodenterrain zugänglich Wenn z. B. eine nach der Tiefe strebende Wurzel auf einen Felsen trifft, so

1 Nobbe, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 279.

2 Von Lit. über dieses Thema nenne ich hier: Fraas, Wurzelleben der Culturpflanzen 1870; Hellriegel, Jahresb. d. Agriculturchem. 1864, p. 107; W. Schuhmacher ebendas. 1867, p. 88; Nobbe, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 391; Thiel, Landwirthsch. Centralbl. 1870, 2, p. 349 u. dessen Tafeln über Bewurzelung 1873 (IV. sér. d. von Nathusius herausgegebenen Wandtafeln f. den Unterricht); H. Müller, Landwirthsch. Jahrb. 1875, IV, p. 399; Resa, Ueber die Periode d. Wurzelbildung 1877; Höveler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 296; Frank, Lehrb. 1892, Bd. I, p. 306; Gain, Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 20, p. 63.

wird sie mechanisch gezwungen, sich längs der undurchdringlichen Gesteinsmasse auszubreiten und sich zu einem flachwurzeligen System zu gestalten. Ausser solchen mechanischen Wirkungen und dem Erfolge von Verletzungen wird das Wachsen und Gestalten noch in mannigfacher Weise direct und indirect beeinflusst und ausserdem kommen für die Wurzeln alle die correlativen Wirkungen in Betracht, die aus den Beziehungen zu den oberirdischen Systemen und aus der Gesammtverkettung der Thätigkeit resultiren.

Die so überaus verwickelte Beeinflussung des Wachsens durch die äusseren Verhältnisse kommt erst in Bd. II zur Behandlung und es wird dort wieder zu betonen sein, dass der endliche Erfolg sehr oft die Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener und variabler Umstände ist, die häufig nicht befriedigend in die einzelnen Factoren zergliedert werden können. Ausser den schon erwähnten mechanischen directen und indirecten Effecten wird im Allgemeinen für Wachsen und Gestaltung der Wurzeln und überhaupt der im Boden befindlichen Pflanzentheile von Bedeutung sein: der Wassergehalt und die Wasservertheilung im Boden, die mehr oder minder reichliche und günstige Darbietung von Nahrung, sowie die Qualität und Concentration der Bodenlösung, die Durchlüftung und die damit verbundene Zufuhr von Sauerstoff, die Bodenwärme und unter Umständen der Zutritt des Lichtes. Diese und andere Reactions- und Accommodationsfähigkeiten sind natürlich von hoher Bedeutung und es ist z. B. bekannt, dass zahlreiche Pflanzen bei sehr verschiedenen Bodenverhältnissen gedeihen und Existenzbedingungen finden.

Der Widerstand eines gewöhnlichen Bodens, ja selbst eines zähen Lehmbodens wird von den Wurzeln im allgemeinen leicht überwunden. Bei grösserem Widerstand biegen aber die plastischen Wurzeln aus und führen, da wo es angeht, durch Hinwachsen längs der Widerlage eine Umgehung aus. Ist ein solches Ausbiegen unmöglich, dann bringen es die Wurzeln durch die anschwellende Aussenleistung fertig, sich selbst durch weichen Tuff oder durch die lebenden Gewebe anderer Pflanzen einen Weg zu bahnen[1]).

Indem in Blumentöpfen die centrifugal ausstrahlenden Wurzeln an die Wand stossen und längs dieser weiter wachsen, entstehen naturgemäss die in der gärtnerischen Praxis wohlbekannten Wurzelfilze. Trotz solcher Auszweigung steht der Pflanze eine weit geringere Bodenmasse als im freien Lande zur Verfügung und es ist dieserhalb verständlich, dass Topfpflanzen weniger kräftig gedeihen und dass das Umsetzen in grössere Töpfe oder auch schon die Zufuhr von Nährsalzen von der Topfwandung aus begünstigend wirkt[2]). Ebenso werden die Pflanzen kräftiger, wenn aus dem Bodenloch des Topfes Wurzeln in das Erdreich dringen und dieses Mittel ist oft sehr geeignet um kräftige Pflanzen für Versuchszwecke zu erziehen.

Da bekanntlich in einem zu trockenen Boden die Wurzeln schlecht wachsen, so breiten sich dieselben bei einseitiger Trockenheit vorwiegend in den

---

1) Näheres bei Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen 1893, p. 362; Peirie, Bot. Zeitung 1894, p. 169. Ueber Rhizoiden der Moose, vgl. u. a. Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Botan. 1886, Bd. 17, p. 476; Höveler, ebenda 1892, Bd. 24, p. 296. — Ueber Eindringen von Pilzen etc. siehe § 65.

2) Lindley, Theorie der Gärtnerei 1842, p. 189; Sachs, Flora 1892, p. 173; C. Kraus, Forschungen a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1894, Bd. 17, p. 55.

feuchteren Bodenpartien aus, nach denen sie zudem durch den Hydrotropismus gelenkt werden. Auch an den Wurzelträgern von Selaginella wird erst durch genügende Feuchtigkeit die Production von Wurzeln veranlasst[1]) und ohne Zweifel beruht es auf gleichen Ursachen, dass sich Luftwurzeln zumeist erst mit dem Eindringen in den Boden reichlich verästeln[2]). Wenn aber in einem zu sehr mit Wasser durchtränkten Boden auch solche Landpflanzen nicht oder nicht gut gedeihen, die sich in Wassercultur gut erziehen lassen, so wird dieses offenbar wesentlich durch mangelhafte Durchlüftung und durch unzureichende Versorgung mit Sauerstoff bewirkt.

In Wassercultur tritt nothwendig bei einer gewissen Concentration der Nährsalze die optimale Ausbildung des Wurzelsystems ein. Denn in zu verdünnter Lösung ist ein kräftiges Gesammtgedeihen unmöglich, während mit zu hoher Concentration das Wachsthum gehemmt und endlich ganz sistirt wird. Für Gerste und Buchweizen wurde die schönste Entwickelung des Wurzelsystems von Nobbe[3]) in einer Nährlösung beobachtet, die $1/2$—2 pro Mille an anorganischen Nährsalzen enthielt, während in einer Lösung mit 10 pr. Mille die angelegten Seitenwurzeln nicht zu weiterer Entwickelung kamen.

Aus gleichen Gründen muss eine zu geringe und eine zu grosse Menge gelöster Salze im Erdboden das Gedeihen herabdrücken[4]) und dementsprechend wird in einem sehr nährstoffarmen Boden eine geringere Entwickelung des Wurzelsystems erzielt[5]). Für den Erfolg kommen aber offenbar noch besondere Wirkungen in Betracht. Denn wenn z. B. Wurzeln beim Wachsen durch abwechselnde Schichten von Sand und Erde sich in letzterer reichlicher verästeln, so muss es sich um eine locale Reizwirkung durch die Gesammtnahrung oder durch bestimmte Stoffe handeln, da der Contact mit festen Stoffen und der Wassergehalt ebenso in den Sandschichten, bezw. in dem ähnlich wirkenden nährstoffarmen Humusboden wirksam sind. Uebrigens sind Beeinflussungen des Wachsthums durch specifisch chemische Reize bekannt und ohne solche beginnt der Samen einer Orobanche überhaupt nicht zu keimen (vgl. § 64). Für die Oeconomie der Pflanze ist es aber sehr vortheilhaft, dass ein besserer Boden zugleich eine reichlichere Entwickelung des Wurzelsystems veranlasst.

Derartige Versuche stellte u. a. Nobbe[6]) mit Mais und Klee an, indem er dieselbe Bodenart theilweise direct, theilweise nach zuvoriger Durchtränkung mit Nährstoffen in abwechselnden Schichten in einen Kasten brachte. Es wurde dann in dem nährstoffärmern Boden eine geringere Verästelung und Ausbreitung

---

1) Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 97.

2) Siehe z. B. Schimper, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 17, p. 285 u. Bot. Mittheilung a. d. Tropen 1888, Heft 2.

3) Nobbe, Versuchsstationen 1864, Bd. 6, p. 22; Wieler, Bot. Ztg. 1889, p. 550. Weiteres in Bd. II. Zuweilen erfahren die Wurzeln beim Uebertritt vom Ackerboden in Wasser bedeutende Verlängerung, wie schon Duhamel wusste, Naturgeschichte d. Bäume 1764, Bd. I, p. 107.

4) Vgl. Fr. Schwarz, Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1892, p. 89. (Für Pinus sylvestris.)

5) Schon Knight (Philosoph. Transact. 1811, p. 211) beobachtete, dass Wurzeln sich reichlicher in guter Erde verstärken.

6) Nobbe, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 217 u. 1868, Bd. 10, p. 94. Aehnliche Versuche bei Stohmann, Jahresb. d. Agriculturchem. 1868—69, p. 242.

des Wurzelsystems gefunden und analoges beobachteten Thiel[1]), sowie Höveler[2]) für Sandschichten, wenn diese mit Humusboden abwechselten. Einen solchen Effect bringt offenbar schon der Mangel eines nothwendigen Nährstoffs hervor. Es folgt dieses aus Versuchen von Frank[3]), in welchen der eine Theil des Wurzelsystems derselben Pflanze (Mais, Erbse) sich in nitrathaltiger, der andere sich aber in nitratfreier Erde befand.

Auch die Production von Wurzelhaaren wird durch die äusseren Verhältnisse beeinflusst[4]) und zwar pflegen die Wurzelhaare am dichtesten an denjenigen Wurzeln zu stehen, die in dampfgesättigter Luft oder in ziemlich trockener Erde[5]) erwachsen. Bei Zea mays, Cucurbita pepo, Acorus calamus, die in Erde Wurzelhaare bilden, können diese sogar in einer normalen wässerigen Nährlösungen ganz oder theilweise fehlen. Mangelnde Feuchtigkeit verhindert indess, ebenso wie zu hohe Concentration[6]) der Lösung und zu ansehnlicher mechanischer Widerstand[7]) die Production der Wurzelhaare, und so kommt es, dass Luftwurzeln an den Berührungsstellen mit Erde und Mauern Wurzelhaare produciren. Dieses Verhalten wird wenigstens in den näher untersuchten Fällen der Hauptsache nach nicht durch Contactreiz und Lichtentziehung, sondern durch die Feuchtigkeit veranlasst[8]), obgleich das fernere Wachsthum der Wurzelhaare auch durch die Berührung beeinflusst wird.

Fernerhin[9]) werden wir erfahren, dass bei Holzpflanzen vermuthlich die mit der Wurzel vereinten Pilzfäden, die Mycorhizen, in einem ähnlichen Sinn wie die Wurzelhaare wirken, und vielleicht wird durch solche Mycorhizen, besonders durch die endogen lebenden, die Möglichkeit gewonnen, auch noch in ältere Wurzeltheile Wasser und gelöste Stoffe einzuführen.

Der Ausfall der Bewurzelung hängt in allen Fällen von den specifischen Eigenthümlichkeiten in Verband mit den äusseren Verhältnissen ab. Durch letztere wird es natürlich bedingt, dass die Wurzeln oder Rhizome derselben Pflanze in lockeren Bodenarten in grössere Tiefe einzudringen pflegen, als in zähen Bodenarten und dass die Hauptbestockung sich nicht überall in ganz gleichem Abstand von der Oberfläche erhält. Hierbei dürften besonders Feuchtigkeitsvertheilung und Durchlüftung, theilweise auch Licht und Temperaturverhältnisse influiren. Jedoch ist eine Bestimmung der nächsten Factoren schon desshalb erschwert, weil z. B. mit der genügenden Sauerstoffzufuhr die Nitrification aufhört und durch diese und andere Verhältnisse, sowie durch Fäulnisvorgänge im Boden veränderte Bedingungen hergestellt werden.

Naturgemäss wird immer die den jeweiligen Verhältnissen entsprechende

1) Thiel, mitgetheilt bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 178.

2) Höveler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 294.

3) A. B. Frank, Bot. Ztg. 1893, p. 153.

4) Näheres bei Fr. Schwarz, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1883, Bd. I, p. 135. Die weitere Lit. ist dort nachzusehen.

5) Schon beobachtet von Unger, Anatomie 1855, p. 309.

6) Nobbe, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 217 u. 1868, Bd. 10, p. 94.

7) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893.

8) Siehe Fr. Schwarz, l. c., p. 148. Vgl. ausserdem z. B. Went, Bot. Centralblatt 1894, Bd. 59, p. 367.

9) Siehe § 65. Dort ist auch d. Abhängigkeit d. Bildung d. Mycorhiza von äusseren Einflüssen mitgetheilt.

Gestaltung und Position angestrebt und es ist desshalb nicht wunderbar, dass z. B. bei Getreidearten das Hauptbewurzelungssystem, trotz ungleich tiefer Aussaat in ähnlicher Lage gefunden wird (Fig. 14)[1]) und dass nach Tieferlegung eines Rhizoms die zuwachsenden Stücke allmählich in die dem Gleichgewichtszustand entsprechende Lage zurückkehren. Indess vermag ein zu tief gesätes Getreide, auch wenn es zum Keimen kommt, schliesslich nicht mehr die Oberfläche zu erreichen und wenn dieses gelingt, wird es doch in einem gewissen Nachtheil gegenüber solchen Individuen sein, deren Samen in günstiger Tiefenlage keimte. Ferner ist leicht einzusehen, warum eine erhebliche Tieferlegung des Wurzelsystems durch Auffüllen der Erde oder durch Verpflanzen von Bäumen nachtheilig und verderblich wirkt. Die praktischen Erfahrungen sprechen weiter dafür, dass sich, wie man erwarten muss, die tiefwurzeligen Pflanzen eher zu einem flachwurzeligem Leben accommodiren, als umgekehrt.

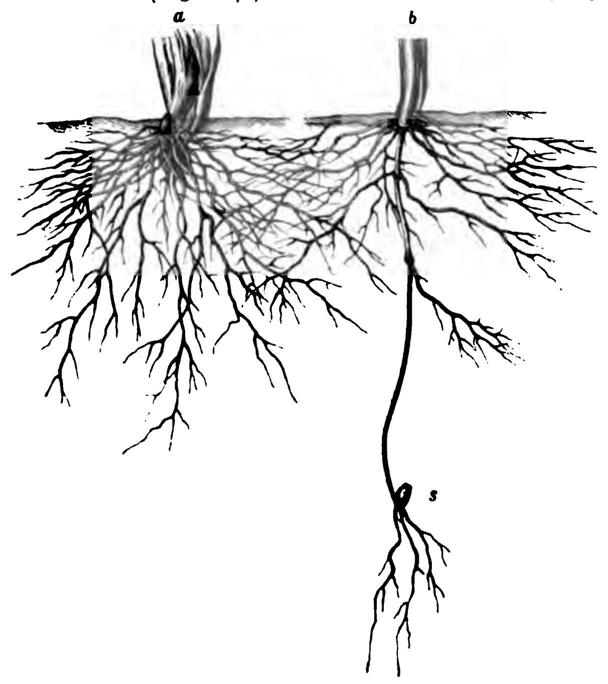


Fig. 14. Hordeum vulgare. *a* bei flacher; *b* bei tiefer Aussaat; *s* = Saame. ca. 1/3 der natürl. Grösse.

Die Anpassung, die von hoher ökologischer Bedeutung ist, geht andererseits so weit, dass sich typische Landpflanzen in Wasser cultiviren lassen (§ 73) und sich selbst dann den neuen Bedingungen accommodiren, wenn ein im Boden erwachsenes Wurzelsystem plötzlich in Wasser gebracht wird und umgekehrt. Begreiflicher Weise geht ein solcher plötzlicher Wechsel nicht immer ohne vorübergehenden Nachtheil ab. So ist es nicht zu verwundern, dass nach dem Uebertragen in den Boden die Pflanzen zunächst schon desshalb welken, weil Wurzel und Wurzelhaare noch nicht in dem richtigen Contact mit Bodentheilchen stehen. Andererseits sind mit dem Versetzen in Nährlösung gewöhnlich Verletzungen von Wurzelhaaren etc. verknüpft. Dieser und anderer Ursachen halber stirbt häufig zunächst eine Anzahl Wurzeln ab und wird allmählich durch Nachwuchs ersetzt. Uebrigens lassen sich die in Erde oder Sägespänen erwachsenen Keimwurzeln ohne auffälligen Nachtheil in Wasser versetzen und auch ältere Wurzeln vermögen sich ohne Frage dem Wasserleben anzupassen[2]). Ja es

1) Lit. C. Kraus, Forschungen a. d. Gebiete der Agriculturphysik 1889, Bd. 12, p. 259; 1894, Bd. 17, p. 55; 1896, Bd. 19, p. 17; Kossowitsch, ebenda 1894, Bd. 17, p. 104.

2) Lit. Sachs, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 13; Knop, Versuchsstat. 1863, Bd. 5.

dürfte das allgemein bei allmählicher Ueberführung gelingen, durch die auch in anderen Fällen die unter Umständen schädlichen oder gar tödtlichen Folgen eines plötzlichen Wechsels vermieden werden.

§ 27. Stoffaufnahme durch die in die Luft ragenden Organe.

Sind die oberirdischen Organe von Landpflanzen speciell mit dem Gasaustausch betraut, so pflegen sie unter normalen Verhältnissen wenig oder gar nicht für den Gewinn von Wasser aus Regen oder Thau zu sorgen, die somit für solche Pflanzen wesentlich durch Vermittelung des Bodens nutzbar gemacht werden. Thatsächlich ist im Allgemeinen durch Form, Stellung, Bewegung und andere Eigenschaften der Blätter für schnelle Ableitung des Regenwassers gesorgt[1]) und falls keine Benetzung eintritt, wenn z. B. auf den Blättern von Nelumbium, Nymphaea u. s. w. die Wassertropfen wie Quecksilber auf einer Glasplatte herumspringen, ist eine Aufnahme von Wasser ausgeschlossen. Offenbar ist die Trockenlegung auf ungestörte Erhaltung des Gasaustausches berechnet und dementsprechend kommt es bei einem Regen im Allgemeinen nicht zu einer Verstopfung der Spaltöffnungen und zu einer Einführung von Wasser durch diese. Ja selbst beim Eintauchen der Blätter in Wasser pflegt dieses nicht in die Spaltöffnungen zu dringen.

Eine grosse Aufnahmebefähigung der Oberhaut ist überhaupt nicht zulässig, wenn die Transspiration eingeengt werden muss. Sollen also die in Luft ragenden Organe zu leichter Aufnahme von Wasser befähigt sein, so muss die Pflanze entweder ein zeitweises Austrocknen vertragen, oder durch ihren Standort, resp. die klimatischen Verhältnisse der Gefahr des Austrocknens nicht ausgesetzt oder so eingerichtet sein, dass sie in trockenen Zeiten nicht zu viel Wasser verliert.

Alle diese Verhältnisse sind in der That in der Natur realisirt. Unter den einheimischen Pflanzen sind viele Moose und Flechten bekannt, die ohne Schaden austrocknen, beim Benetzen mit Wasser also auch durch Regen und Thau aber sofort wieder turgescent werden, und damit die durch das Austrocknen unterbrochene Lebensthätigkeit von neuem beginnen[2]). Die auf nackten Felsen lebenden Moose und Flechten müssen in der That alles Wasser

---

p. 96; Knop u. W. Wolff, ebenda 1865, Bd. 7, p. 345. — Ueber anatom. Differenzen zwischen Wasser- und Erdwurzeln vgl. Perseke (Ueber Formänderungen d. Wurzeln in Erde u. in Wasser 1877, p. 45). Einiges ist schon in diesem Kap. gesagt; Weiteres wird in Bd. II mitgetheilt. Dort kommen auch die abnormen Gestaltungen von Wurzelhaaren bei plötzlichem Wechsel u. s. w. zur Sprache. Beispiele dafür bei Fr. Schwarz, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1883, Bd. I, p. 182; Wortmann, Bot. Ztg. 1889, p. 279; Wieler, ebenda p. 530.

1) Ueber Ableitung von Wasser u. dgl. vgl. 38, 39; Stahl, Regenfall und Blattgestalt 1893.

2) Ueber besondere Einrichtungen f. Wasserspeicherung bei manchen Moosen vgl. Göbel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1889, p. 27; Flora 1893, p. 423; Keeble, Annal. of Botany 1895, Bd. 9, p. 59; Jungner, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 434. — Ueber Hymenophyllaceen, Giesenhagen, Flora 1890, p. 455.

durch Regen und Thau beziehen, und sofern der Felsen nicht die nöthigen Aschenbestandtheile zu liefern vermag, müssen diese durch die Luft zugeführt werden. Die Deckung der geringen Menge dessen, was bei einem langsamen Wachsthum benöthigt wird, kann in der That durch Staubmassen erreicht werden, besonders wenn diese, wie bei vielen Moosen, in dem Räschen zurückgehalten werden [1]). Directe Versuche lassen leicht erkennen, dass zur Aufnahme von gelösten Stoffen nicht nur die Rhizoiden, sondern bei Moosen auch die Blätter, bei Flechten das ganze Thallom befähigt sind.

In wärmeren Landen giebt es aber zahlreiche Epiphyten, welche, ohne ein Austrocknen zu vertragen, vermittelst besonderer Einrichtungen an ihren Standorten in zureichender Menge Wasser aus meteorischen Niederschlägen gewinnen und die nöthigen Nährstoffe ganz oder theilweise durch die Luft zugetragen erhalten [2]).

In solchem Sinne functioniren bei manchen Orchideen und Aroideen die mit der bekannten weissen Wurzelhülle [3]) versehenen Luftwurzeln. Die todten Zellen dieser Wurzelhülle saugen, wie sogleich durch die Farbenänderung angezeigt wird, leicht das durch Thau oder Regen zu ihnen gelangende Wasser auf und wie eine Keimwurzel aus einem nassen Badeschwamm, so macht sich der innere Wurzelkörper allmählich das von der Wurzelhülle eingefangene Wasser nutzbar.

Bei anderen Epiphyten, so bei Oncidium altissimum (Orchidee), Anthurium Hügelii (Aroidee), Asplenium serratum (Farnkraut) bilden die Luftwurzeln z. Th. sehr mächtige Wurzelgeflechte, zwischen denen die herbeifliegenden Pflanzenreste, unter Umständen bis zu $^1/_2$ cbm, sich ansammeln, so dass auf diese Weise ein Humusboden geschaffen wird, durch dessen Vermittelung die Pflanze Regen- und Thauwasser, sowie Nährstoffe erhält. Das gleiche Ziel wird bei Asplenium nidus und einzelnen Bromeliaceen durch ansammelnde Blatttrichter u. s. w. erreicht. Doch auch bei anderen Bromeliaceen, bei welchen sich wesentlich nur Wasser in den Blatttrichtern sammelt, vermögen die Blattbasen Wasser und gelöste Stoffe aufzunehmen und nach Versuchen Schimper's können in der That solche Pflanzen von den Blatttrichtern aus mit Wasser genügend versorgt werden. Bei der mit dünnem Stengel und schmalen Blättern ausgestatteten Tillandsia usneoides, die von Aesten oder selbst von Eisenstangen frei herabhängt, dient der Capillarraum unter den schuppenförmigen Haaren zum Aufsaugen von Thau- und Regenwasser (Schimper). Diese Stellen, nicht aber die übrigen Partieen der Oberhaut, sind zugleich gut befähigt, das Wasser in das Innere der Pflanze zu führen.

Wie allgemein üblich, sind auch die oberirdischen Organe in einem sehr

1) Auch die Schneeschmelze lehrt, dass sich selbst auf dem Lande u. im Gebirge eine ganz erhebliche Menge von Staubtheilen im Schnee befindet. Die Annahme von Reinsch (Chem. Centralblatt 1871, p. 520), nach der höhere Pflanzen den grösseren Theil von Kalium u. Phosphorsäure aus der Luft beziehen sollen, ist freilich irrig.

2) Lit. Schimper, Botan. Centralbl. 1884, Bd. 17, p. 192 u. Botan. Mittheilg. a. den Tropen 1888, Heft 2; Göbel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1889, Th. 1, p. 202; Haberlandt, Bot. Tropenreise 1893, p. 172; Went, Annal. du Jardin botan. d. Buitenzorg 1894, Bd. 12, p. 1.

3) Ueber den Bau dieser vgl. auch Leitgeb, Denkschr. der Wiener Akad. 1864, Bd. 23, p. 179; Meinecke, Flora 1894, p. 133.

ungleichen Grade für die Aufnahme von Wasser und gelösten Stoffen befähigt und dienstbar gemacht. So sind z. B. die fleischverdauenden Phanerogamen (§ 65) schöne Beispiele dafür, dass Blätter oder Blatttheile zur Aufnahme und Einführung von gelösten Stoffen benutzt werden und Wasser gut aufnehmen[1]).

Ganz unfähig zur Aufnahme von Wasser sind die Blätter von Landpflanzen nicht, sofern Benetzung eintritt (§ 21), und es kann sich also nur darum handeln, in wie weit in einem gegebenen Falle die Aufnahmefähigkeit ausgebildet oder unter den gebotenen Bedingungen ausgenutzt wird. Bei den gewöhnlichen typischen Landpflanzen haben die Blätter wegen der schwierigen Durchlässigkeit und aus den schon eingangs angeführten Gründen für die Wasserbergung kaum praktische Bedeutung. Doch begünstigt z. B. das Ansammeln und Verbleiben des Wassers in den Blattscheiden von Dipsacus, Umbelliferen u. s. w. die Aufnahme einer gewissen Menge, obgleich auch diese Pflanzen zu ihrem normalen Gedeihen eine Wasserzufuhr von den Blattscheiden aus nicht bedürfen. Uebrigens sei wiederum daran erinnert (vgl. § 21), dass die Eigenschaften der Cuticula und damit die Durchlässigkeit für Wasser in erheblichem Grade durch die Culturbedingungen beeinflusst werden.


Fig. 15.

Das allmähliche Straffwerden abgeschnittener gewelkter Blätter, die bis an den Stiel in Wasser tauchen, zeigt direct eine Wasseraufnahme an. Taucht, wie es die Fig. 15 versinnlicht, die eine Hälfte eines beblätterten Zweiges in Wasser, so wird, wie schon Mariotte[2]) und Hales[3]) fanden, bei manchen Holzpflanzen das Welken des in Luft befindlichen Zweigtheils verhindert, während dazu bei anderen Holzpflanzen die Wasseraufnahme nicht ausreicht (Wiesner). Uebrigens wird durch Wägung des Apparates (Fig. 15) die transspirirte und damit annähernd die aufgenommene Wassermenge bekannt. Dass diese nicht immer unerheblich ist, hat schon Boussingault[4]) gezeigt, aus dessen Versuchen hervorgeht, dass durch die Zweigoberfläche nur wenig Wasser einzutreten pflegt und dass das Wasser auch bei Mangel an Spaltöffnungen in die Blätter aufgenommen wird. Diese Erfahrungen haben durch die Untersuchungen anderer Forscher Bestätigung gefunden und nach den Experimenten Wiesner's nehmen sogar die Blätter von Sedum Fabaria ein wenig Wasser auf[5]).

---

1) Ueber die Aufnahme von Wasser durch die Kannen von Sarracenia vgl. Wiesner cit. bei Burgerstein, Wasseraufnahme d. Pflanze 1891, p. 28. — Ueber die Kannen von Dischidia siehe Treub, Annal. du Jard. botan. d. Buitenzorg 1882. Bd. 2, p. 32.

2) Mariotte, Oeuvres d. Mariotte 1717, p. 133.

3) Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 78.

4) Boussingault, Agronom., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 364.

5) Die Lit. ist sorgfältig zusammengestellt durch Burgerstein, Uebersicht der

Dass auch Salze durch die Cuticula, jedoch langsamer ihren Weg finden, wurde schon § 21 behandelt und lässt sich mit Boussingault (l. c.) durch ein einfaches Experiment demonstriren. Wird nämlich ein Tropfen einer stark verdünnten Lösung von Kaliumnitrat, Calciumsulfat u. s. w. auf ein Blatt von Fagus u. s. w. gesetzt, so schiessen bei rascher Verdampfung auf der bezüglichen Stelle Kryställchen an, nicht aber, wenn nach Ueberdeckung mit einem Uhrschälchen eine langsame Verdampfung stattfindet. Demgemäss können sehr wohl kleine Quantitäten von gelösten Stoffen mit Regen und Thautropfen in die Blätter gelangen. Uebrigens muss auf die citirte Literatur verwiesen werden, in welcher auch für einzelne Fälle vielfach discutirt ist, ob und in wie weit Haare und anderweitige Einrichtungen auf Ableitung oder auf Gewinn von Wasser berechnet sind. Erwähnt mag noch sein, dass mehrfach die über den Blattrippen befindliche Cuticula im bevorzugten Grade für Wasser durchlässig ist.

Condensation von Wasserdampf. In allen Fällen muss der Pflanze flüssiges Wasser zugeführt werden, da durch Condensation von Wasserdampf der volle Turgor selbst im dampfgesättigten Raume nicht hergestellt wird. So fand ich, dass ein Moos (Catharinea undulata) nicht den Wassergehalt des turgescenten Zustandes erlangt hatte, nachdem es bei völlig constanter Temperatur 12 Tage lang in einem wasserdampfgesättigten Raume gehalten worden war, in welchem es ziemlich bald durch Quellung der Zellwände den krausen Zustand der trockenen Blätter ausgeglichen hatte. Wurde aber durch entsprechend geleitete Temperaturschwankungen eine Thaubildung auf dem Moose veranlasst, dann kam in 2—4 Tagen der volle Turgor zur Ausbildung. Das Resultat war dasselbe, als die Pflanze nicht frei aufgehängt, sondern in etwas Erde eingewurzelt war. Denn auch der Erdboden vermag den vollen Turgor nur durch Vermittelung der Thaubildung herzustellen. Das gelingt in der That bei sehr reichlicher Thaubildung. Jedoch reicht die Thaubildung, wie sie sich in der feuchten Luft der Gewächshäuser einstellt, nicht aus, denn an den frei in dem Hause aufgehängten und nicht bespritzten epiphytischen Orchideen ist gewöhnlich eine Verminderung des Gewichtes zu constatiren [1].

Damit steht nicht im Widerspruch, dass lufttrockene Pflanzentheile im dampfgesättigten Raume Wasser condensiren, wie das unmittelbar an der Drehung der als Hygrometer benutzten Grannen von Erodium gruinum und Stipa pennata zu sehen ist, wie ferner die zunehmende Geschmeidigkeit des Thallus von Laminaria oder von Flechten lehrt. Denn die hierzu nöthige Condensation von Wasser in

---

Untersuch. über die Wasseraufnahme d. Pflanzen durch die Oberfläche d. Blätter 1891 (Separat. a. d. 27. Jahresb. d. Leopoldstädter Obergymnasiums in Wien). — Von der Speciallit. seien desshalb hier nur namhaft gemacht: Wiesner, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1882, Bd. 86, p. 241; Kny, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1886, Generalversammlung p. XXXVI; Wille, Beiträge zu Biologie der Pflanzen von Cohn 1887, Bd. 4, p. 310; Chimielewsky, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 38, p. 790; Ganong, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 180. — Ueber Aufnahme von Wasser durch Wasserporen s. Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1894, Bd. 103, Abth. I, p. 502; 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 96, 110. Vgl. auch § 48 dieses Buches.

1) Unger, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1864, Bd. 25, p. 179; Duchartre, Compt. rend. 1869, Bd. 67, p. 773.

den Zellwandungen wird durch die gewaltige Oberflächenenergie (§ 12) bewirkt. In dem Maasse wie diese abnimmt, verläuft die fernere Wasseraufnahme nur langsam und R. Hartig[1]) fand z. B., dass bei thunlichst constanter Temperatur dünne Holzspäne sogar nach 57 Tagen noch an Gewicht zunahmen. Wenn Sachs[2]) den vollen Quellungszustand von Holzspänen in dampfgesättigter Luft schneller eintreten sah, so dürfte sicherlich Thaubildung mitgewirkt haben, die sich bekanntlich schon bei geringen Temperaturdifferenzen durch den Beschlag in einer Glocke bemerklich macht.

Analog zerfliessen im dampfgesättigten Raum Salze, deren verdünnte Lösung, ebenso wie der Zellsaft nur sehr langsam Wasserdampf condensirt. Wenn nun Reaumuria hirtella, Tamarix mannifera etc. am Tage mit abtrocknenden Salzkrusten umgeben sind, so reicht doch die Condensation von Wasserdampf sicher nicht aus, um die Pflanze ausreichend mit Wasser zu versorgen, und es ist noch zu erforschen, ob und durch welche Einrichtungen die reichliche Thaubildung in der Wüste mit Hilfe der zerfliesslichen Salzkruste für die Pflanze ausgenutzt wird. Denn um der concentrirten Lösung Wasser zu entreissen, müsste der Zellsaft in noch höherem Grade osmotisch wirksam sein. Ob solches in regulatorischer Weise erreicht ist, oder ob vielleicht durch Impermeabilität der Cuticula der sehr hohen plasmolytischen Wirkung der Salzlösung vorgebeugt ist, bleibt noch zu entscheiden[3]).

Da jeder Salzgehalt eine Depression der Dampfspannung bewirkt, so muss im gesättigten Raume nothwendig Wasserdampf von dem reinen Wasser zu der condensirenden Lösung übergehen. Diese Destillation vollzieht sich indess ungemein langsam, da die maassgebende Potentialdifferenz sehr gering ist, denn durch Auflösung von 1 Proc. Kaliumnitrat wird die Dampfspannung bei 20 C ungefähr nur um 0,1 mm erniedrigt[4]). In der Pflanze setzen sich aber die wasseranziehenden Wirkungen von Zellsaft und Zellwand unter allen Umständen ins Gleichgewicht und so befinden sich die Wandungen in demjenigen Quellungszustand, der die Dampftension in gleichem Grade wie der Zellsaft erniedrigt[5]). Durch die Dampfspannung wird überhaupt die osmotische Energie einer Lösung und somit auch der Pflanze bemessen (§ 24).

---

1) R. Hartig, Unters. a. d. forstbot. Institut z. München 1882, Bd. II, p. 17.

2) Sachs, Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 309. — Auch bei anderen Beobachtungen über das a. d. Luft aufgenommene Wasser ist d. Thaubildung nicht genügend Rechnung getragen. Lit. Wilhelm, Bot. Jahresb. 1883, p. 39 (Samen); Detmer, Beitr. z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 18 (Flechten); Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 201 (Flechten u. Moose); Borzi, Acqua in rapporto alla vegetazione etc. Auszug a. d. Acten d. internation. bot. Congresses 1892. — Vgl. auch H. Dixon und J. Joly, Philosoph. transact. 1895, Bd. 186, p. 575.

3) Lit. Volkens, Flora d. ägypt. Wüste 1887, p. 27; Bericht d. Bot. Gesell. 1887, p. 434; Marloth, ebenda p. 321. Siehe auch dieses Buch § 23. Nach Marloth (l. c.) enthält die Salzkruste 17,2 Procent $NaNO_3$; 12 $MgSO_4$ 7 H_2O; NaCl 5,5 und 51,9 Procent $CaCO_3$. — Die einfache Angabe Volkens' (Ber. d. Bot. Ges. 1887, p. 434), dass die Drüsen nicht plasmolysirt sind, sagt nicht viel. Uebrigens kann die Plasmolyse auch durch besondere Verhältnisse verhindert werden. Vgl. Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistg. 1891, p. 307. — Vgl. ausserdem in Bezug auf Nectarien dieses Buch § 49.

4) Siehe Ostwald, Allgem. Chemie 1891, II. Aufl., Bd. 1, p. 707.

5) Vgl. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 258. Ueber Quellung siehe dieses Buch § 12. — Dass u. warum auch in Capillaren die concaven Menisken durch eine De-

Die Depression der Dampfspannung einer 1 proc. Salpeterlösung wird aber schon übertroffen, wenn die Lösung von 20 auf 20,2 C erwärmt und damit die Dampftension um ungefähr 0,24 mm erhöht wird. Bei so geringem Temperaturüberschuss wird also diese Lösung in einem dampfgesättigten Raum Wasserdampf abgeben und es ist damit ersichtlich, dass bei Pflanzen schon die geringe Eigenerwärmung ausreicht, um Wasserdampf in die dampfgesättigte Luft zu treiben. Anderseits ist klar, dass schon eine geringe Temperaturerniedrigung sehr wirksam auf Condensation des Wasserdampfes an den kälteren Körper, d. h. auf Thaubildung, hinwirkt. Zur Beschleunigung eines solchen ansammelnden Vorgangs wird natürlich, wie in allen Fällen, eine Bewegung der Luft sehr erheblich beitragen.

§ 28. Eigenschaften und Bedeutung des Bodens.

Die Einführung von Stoffen in die Pflanze geschieht principiell in derselben Weise, gleichviel ob die aufnehmenden Organe sich in Wasser oder in einem von Wasser durchzogenen Boden befinden, denn immer können nur Wasser und gelöste Stoffe in die Pflanze gelangen, und stets wird das quantitative Wahlvermögen durch diosmotische Eigenschaften und Stoffumwandlungen regulirt. Indess ist die kümmerliche Vegetation auf reinem Sandboden ein sprechendes Zeugniss dafür, dass der mit organischen Massen gemengte Ackerboden, Waldboden u. s. w. eminente Vortheile für die Ernährung und für das Gedeihen auch solcher Pflanzen gewährt, die bei künstlicher Ernährung in Sand- oder Wassercultur vortrefflich fortkommen und die aus dem Humusboden thatsächlich keine organische Nahrung, sondern nur Wasser und anorganische Salze beziehen.

In einem Buche aber, welches speciell die physiologischen Functionen des lebendigen Organismus zu behandeln hat, können die für die Oekologie der Pflanze und für den ganzen Naturhaushalt so ungemein wichtigen Eigenschaften des Humusbodens, auch schon aus Raumrücksichten, keine eingehende Besprechung finden. Vielmehr muss ich mich auf einige allgemeine Andeutungen beschränken und für Näheres auf die Lehrbücher der Agriculturchemie und Bodenkunde verweisen[1]. Ferner soll hier nur die Bedeutung des Bodens für die Versorgung mit anorganischen Körpern besprochen werden und erst späterhin wird behandelt werden, in wie weit gewisse Pflanzen einen Theil oder die Gesammtmenge der organischen Nahrung aus dem Humusboden beziehen (§ 64—67).

Die Eigenschaften des Bodens, welche den Pflanzen nützlich und vorteilhaft sind, bestehen ausser der Gewährung der nöthigen Nährstoffe wesentlich in Folgendem: 1) gewinnen die Pflanzen durch die in die feste Unterlage eingedrungenen Organe den genügenden Halt, dessen die oberirdischen Theile bedürfen, um sich frei in die Luft erheben zu können (vgl. § 26); 2) kommen Wurzeln

---

pression der Dampfspannung eine Condensation von Wasserdampf bewirken, ist sehr schön erläutert bei Maxwell, Theorie der Wärme 1878, p. 326. Durch eine Capillare von 0,001 mm Durchmesser wird der Dampfdruck ungefähr um $^1/_{1000}$ erniedrigt.

1) A. Mayer, Lehrb. der Agriculturchemie 1895, Bd. 2; R. Sachsse, Lehrb. der Agriculturchemie 1888; Detmer, Die naturwiss. Grundlagen der landwirthsch. Bodenkunde 1876 u. s. w.

und andere in dem Boden befindliche Theile in diesem von Wasser durchzogenen Substrate sowohl mit Luft, als auch mit Wasser und den darin gelösten Stoffen in Contact; 3) werden nutzbare Nährstoffe, mögen sie im Boden durch Verwitterung und Verwesung disponibel oder durch Wasser oder Düngung zugeführt sein, durch die absorbirenden Eigenschaften der Ackererde zurückgehalten, während doch zugleich diese Nährstoffe in vortheilhafter Weise, nämlich in verdünnter Lösung der Pflanze zu Gebote stehen.

Auch auf die Form, in welcher die Nährstoffe geboten werden, hat die Absorption einen erheblichen Einfluss, indem durch dieselbe Salze zersetzt und auf diese Weise manche nachteilige Einflüsse verhindert werden, welche, abgesehen von zu hoher Concentration, u. a. bei Wassercultur oder in humusfreiem Sande durch das Auftreten alkalischer Reaction entstehen. Ferner ist der Humus von einigem Vortheil für die Wärmeverhältnisse im Boden, dessen geringere Temperaturextreme bekanntlich den in der Erde ausdauernden Pflanzentheilen zu Gute kommen.

Der fruchtbare Boden ist ein Gemenge von Gesteinsfragmenten und organischen Massen. Je nach der Feinkörnigkeit, der relativen Menge gröberer oder feinerer Partikel, dem Verhältniss zwischen anorganischen und organischen Massen unterscheidet die Landwirthschaft eine Reihe von Bodenarten, auf deren Charakterisirung, sowie auf die Operationen, durch welche der Werth eines Bodens bestimmt zu werden pflegt, wir hier nicht einzugehen haben. Wir halten uns an einen mit einer gewissen Menge organischer Masse versehenen, sogenannten humösen Boden. Ein solcher Boden hält bekanntlich viel Wasser zurück, und wenn er auch eine grössere Menge des aufgesogenen Wassers beim Austrocknen an der Luft allmählich verliert, so pflegt ein Humusboden sogar nach heissen Tagen noch eine gewisse und oft eine nicht unerhebliche Menge von Wasser zu enthalten, welches freilich schliesslich zu fest gebunden ist, um den Pflanzen nutzbar sein zu können. Nur in einem allzu wasserreichen Boden sind die Räume zwischen den Bodentheilchen fast alle mit Wasser erfüllt, doch findet sich normaler Weise, insbesondere in den grösseren Zwischenräumen Luft reichlich im Boden (Fig. 16).

Es ist übrigens leicht zu verstehen, warum bei allzuhohem Wassergehalt das Gedeihen vieler Landpflanzen benachtheiligt wird. Denn in Folge der unzureichenden Durchlüftung werden die Wurzeln schlechter mit Sauerstoff versorgt und unter Mithilfe von Organismen werden Umsetzungen eingeleitet, welche direct oder indirect das Wurzelsystem schädigen oder doch in seiner Entwickelung hemmen.

In dem normal durchfeuchteten Boden wird das Wasser durch Capillarität in analoger Weise festgehalten, wie in einem System von Capillaren, in welchem Wasser- und Luftsäulchen mit einander abwechseln. Jedoch ist fester als dieses Wasser dasjenige gebunden, welches an der Oberfläche benetzter Bodentheilchen durch Molecularkräfte als eine freilich sehr dünne Schicht fixirt ist, oder das in feine Poren unorganisirter Körper oder in quellungsfähige organisirte Körper eindrang.

Zwischen die Bodentheilchen schieben sich die fortwachsenden Wurzeln und Wurzelhaare, sowie die Rhizoiden und Haftfasern cryptogamischer Gewächse, überhaupt die im Boden befindlichen Organe ein, und öfters sind dieselben genöthigt, sich hin und her zu biegen, um weiter in den Boden einzudringen, dessen Frag-

mente aber auch durch wachsende, insbesondere durch in die Dicke wachsende Organe auseinander getrieben werden. Wie aus der Fig. 16 zu ersehen, welche den Verlauf eines Wurzelhaares im Boden versinnlichen soll, stösst dieses bald

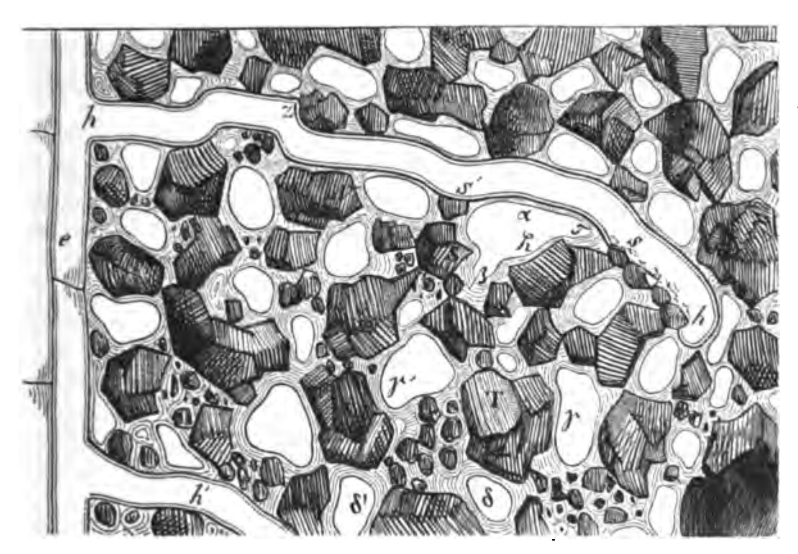


Fig. 16. Aus der Wurzelepidermis *e* entspringen die Wurzelhaare *h* u. *h'*. Die festen Bodentheile sind dunkel schraffirt (*T*), die Lufträume (*δ*, *γ* u. s. w.) weiss gelassen, die Wassersphären durch geschwungene concentrische Linien bezeichnet. (Nach Sachs.)

an Luft (bei *α*), bald befindet es sich in Contact mit Wasser. Aber auch in ersterem Falle bleibt in dem im allgemeinen dampfgesättigten Raume die Zellhaut mit Wasser imbibirt, und wie auf einer mit Wasser erfüllten Blase wird sich auf der Zellhaut gewöhnlich als Ueberzug eine dünne Wasserschicht finden. Eine solche Schicht wird auch da noch vorhanden sein, wo das Wurzelhaar direct an Bodentheilchen anstösst (bei s, s'), und desshalb ist auch an diesen Stellen Aufnahme von Wasser oder gelösten Stoffen in das Innere der Pflanze nicht ausgeschlossen. Dieses gilt auch dann noch, wenn, wie Fig. 11 (p. 133) darstellt, Umwachsen und Verwachsen der Wurzelhaare, Rhizoiden u. s. w. mit Bodenpartikeln eintritt, wobei die Wurzelhaare öfters absonderliche Gestalten annehmen und die Bodentheilchen derart umfassen, dass ohne Verletzung eine Trennung nicht möglich ist.

Tritt Wasser an irgend einer Stelle in die Wurzel, so wird das entzogene Wasser aus benachbarten Zonen ersetzt, und überhaupt eine rückgreifende Wasserbewegung im Boden erzielt, vermöge welcher, wie wohl zuerst Schulz-Fleeth[1]) richtig hervorhob, die Pflanze sich Bodenmassen nutzbar macht, in die kein Theil des Wurzelsystems eindrang. Mit abnehmendem Wassergehalt im Boden wird es der Pflanze immer schwieriger, die genügenden Wassermengen zu erhalten, nicht nur weil der Wasservorrath abnimmt, sondern auch weil die in einen trockenen Boden zunächst eintretenden Wassertheile fester gebunden werden. Desshalb wird endlich ein Zustand herbeigeführt, in welchem

1) Schulz-Fleeth, Der rationelle Ackerbau 1856, p. 131 u. 168.

die Pflanze dem Boden die noch vorhandenen Wassertheile nicht mehr zu entziehen vermag, und wie die Pflanze Wasserdampf aus der Luft nicht genügend condensirt, um das zum Fortkommen nöthige Wasser zu gewinnen, kann auch der Boden eine Pflanze durch Verdichtung von Wasserdampf nicht genügend mit Wasser versorgen. Uebrigens bleibt begreiflicher Weise eine transspirirende Pflanze noch in einem Boden turgescent, aus dem Wasser selbst durch namhafte Zusammendrückung nicht ausgepresst wird.

Eine bedeutungsvolle Eigenschaft der Ackererde ist deren Fähigkeit, einer Lösung viele anorganische und auch organische Körper zu entziehen, so dass z. B. Mistjauche, wenn sie durch eine genügend mächtige Bodenschicht filtrirt, ziemlich farblos abläuft und von gewissen anorganischen Körpern nur noch Spuren enthält. Insbesondere mit Rücksicht auf die anorganischen Stoffe ist die Absorptionsfähigkeit der Bodenarten zahlreichen Untersuchungen unterworfen worden, nach welchen von den für die Pflanze wesentlich in Betracht kommenden Stoffen Kali, Ammoniak, Natron, Kalk, Magnesia, Phosphorsäure, häufig auch Kieselsäure reichlich in einem Ackerboden zurückgehalten, Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure dagegen nicht oder kaum absorbirt werden. Die obengenannten Alkalien und alkalischen Erden werden sowohl dann zurückgehalten, wenn sie als Oxyde, als auch dann, wenn sie als Salze in den Boden gelangen. Im letzteren Falle vollzieht sich eine Umlagerung, so dass nach Zusatz des Sulfates, Nitrates oder der Chlorverbindung eines Alkalis das entsprechende Salz einer alkalischen Erde, zumeist ein Calciumsalz in Lösung geht, während ein Alkaliphosphat auch ohne solche Auswechselung absorbirt werden kann. Oefters entspricht die Stärke der Absorption für Oxyde und Salze der Alkalien und alkalischen Erden der folgenden Reihenfolge: Kalium, Ammonium, Magnesium, Natrium, Calcium, und hiernach ist es auch verständlich, warum bei Zusatz von Salzlösungen zumeist ein Calciumsalz in Lösung geht, Lösungen der Calciumsalze aber nur eine geringe Absorption ergeben. Indess hängt der Erfolg in hohem Grade von der Qualität des Bodens, ferner von der Natur und der Quantität der Salze ab und so wird unter Umständen z. B. Magnesium durch Calcium verdrängt.

Ausser den genannten werden noch viele Körper, wie Gerbstoffe, Farbstoffe u. s. w. absorbirt und durch die energische Absorption von Metallsalzen wirkt bekanntlich der Humusboden in ausgezeichneter Weise entgiftend. Auch Gase erfahren z. Th. eine erhebliche Condensation in einem humösen Boden. Natürlich wird von jedem Körper nur so lange in den Boden aufgenommen, bis eine Sättigung erreicht ist, jedoch ist im Ackerboden unter normalen Verhältnissen wohl selten oder nie eine so weitgehende Anhäufung der absorptionsfähigen Stoffe gegeben. Die kräftige Absorption ist aber in der Natur mit der Existenz der humösen Beimengungen verkettet, da die reinen Sand- und überhaupt die Gesteinsböden nur in einem sehr geringen Grade absorbirend wirken.

In physiologischer Hinsicht hat die Frage, wie die Absorption zu Stande kommt, ob eine chemische oder physikalische Bindung thätig ist, nur untergeordneten Werth. Dagegen ist es von hoher Bedeutung, dass die Absorption keines Stoffes eine absolute ist und dass erneuerte Wassermassen dem Boden andauernd kleine Mengen absorbirter Stoffe entziehen. Noch wirksamer als reines Wasser ist kohlensäurehaltiges Wasser und in noch höherem Grade

wirken verdünnte Salzsäure oder Salpetersäure, durch welche aus einem Boden sogar die Gesammtmenge der absorbirten Stoffe entfernt werden kann. Ebenso wirken manche Salzlösungen durch die schon erwähnten Umsetzungen lösend auf gewisse Bodenbestandtheile. Das Bodenwasser ist demgemäss stets, wie das auch das ablaufende Drain- und Lysimeterwasser beweist, eine sehr verdünnte Salzlösung, bei deren Herstellung im Boden die durch Verwesung organischer Stoffe und die durch Athmung lebender Pflanzentheile entstehende Kohlensäure begünstigend mitwirkt. Für diese Bodenlösung kommen aber nicht allein die zuvor absorbirten Stoffe in Betracht, da durch Verwitterung von Gesteinsfragmenten, welche durch Kohlensäure, Sauerstoff und Salzlösungen mehr oder weniger beschleunigt wird, die bis dahin unzugänglichen Stoffe disponibel werden und nun entweder in Lösung gehen oder zunächst im Boden absorbirt und zurückgehalten werden. Dasselbe geschieht auch mit denjenigen Aschenbestandtheilen, welche durch Verwesung organischer Körper wieder in Freiheit gesetzt werden. Hierbei ist das allmähliche Fortschreiten der Verwesung bedeutungsvoll, indem so, unter Mitwirkung von Mikroorganismen, nur nach und nach Salpetersäure entsteht und von dieser für die Ernährung der Pflanzen wichtigen Stickstoffverbindung immer nur kleine Mengen im Boden vorhanden sind. In dieser Weise ist erreicht, dass von dem werthvollen Stickstoffmaterial keine erheblichen Mengen durch Wasser ausgewaschen werden.

Das Bodenwasser ist somit immer eine verdünnte Lösung, welche in einem fruchtbaren Boden die für eine Pflanze nothwendigen Stoffe dauernd enthält; denn wenn die Pflanze von einem gelösten Stoffe etwas aufnimmt, geht eine kleine Menge dieses Stoffes aus dem absorbirten in den gelösten Zustand über. Dabei ist nicht nur diejenige Bodenlösung und diejenige Bodenmasse der Pflanze dienstbar, welche unmittelbar die Wurzeln oder andere aufnehmende Organe umgiebt. Denn wird der Bodenlösung ein Körper entzogen, so bringt das gestörte Gleichgewicht einen nach dem aufnehmenden Organe hin gerichteten Diffusionsstrom zu Wege und die Herbeiführung gelöster Stoffe aus ferneren Bodenmassen wird durch die Wasserbewegung beschleunigt, welche auch schon durch die Aufnahme von Wasser in die Pflanze erzeugt wird. So können also, falls Wassergehalt und Beschaffenheit des Bodens kein Hinderniss bilden, der Pflanze sehr entfernte Bodenmassen nutzbar werden. Die Landpflanze wird übrigens durch die Bodenlösung in analoger Weise mit gelösten Stoffen versorgt, wie eine Wasserpflanze durch die sie umgebende verdünnte Lösung. In Folge der mit Absorption verknüpften Umsetzungen können anorganische Nährstoffe, auch wenn sie in verschiedener Verbindung in den Boden gelangen, der Pflanze in der Bodenlösung in wesentlich gleicher Form geboten sein.

Durch die Wasserbewegungen in der Erde werden indess die absorbirten Stoffe gewöhnlich nur langsam verbreitet, so dass es langer Zeit bedarf, bevor sich die localen Absorptionsdifferenzen in einem normalen Gartenboden ausgleichen. Desshalb ist es für die Versorgung der Pflanze sehr wichtig, dass die sich ausbreitenden Wurzelorgane nach den auszunutzenden Bodenmassen hinwandern und durch das Anschmiegen zugleich mit den die Bodentheilchen zunächst umgebenden Wassersphären, sowie mit den absorbirten Substanzen in Berührung kommen. Denn auf so kurze Distanz wird nach Aufnahme eines gelösten Stoffes das gestörte Gleichgewicht schnell wieder mit Hilfe der absorbirten Körper

hergestellt (vgl. § 22) und zudem können die Pflanzentheile activ lösend auf die im Boden absorbirten Körper wirken. In diesem Sinne kommt stets die in der Athmung producirte Kohlensäure in Betracht, und wenn nach den Untersuchungen Czapek's die Wurzeln der Pflanzen zumeist andere freie Säuren nicht oder doch nicht in merklicher Weise secerniren, so scheinen sie doch sehr gewöhnlich saures Kaliumphosphat auszuscheiden, welches ebenfalls direct oder in Folge von Umsetzungen mit Chloriden etc. lösende Actionen hervorbringt.

Jedenfalls kann aber nur von Fall zu Fall entschieden werden, ob eine Wurzel stets oder bedingungsweise durch Ausscheidung von Säuren wirkt. Denn verschiedene Pilze vermögen thatsächlich organische Säuren sehr energisch zu secerniren und das Verhalten solcher Pilze lehrt zugleich, dass diese Secretion in hohem Grade von der Ernährungsweise, sowie von anderen Bedingungen abhängt und speciell durch Neutralisation, also durch Inanspruchnahme der Säure in hohem Grade vermehrt werden kann (§ 86). Ohne Frage wirken aber z. B. auch die Flechtenpilze durch Ausscheidung von Säuren energisch auf ihr Substrat. Auch ist bekannt, dass im Dienste der Pflanze, auch bei gewissen Phanerogamen, andere Secrete, z. B. Enzyme dazu dienen, Körper in lösliche oder aufnehmbare Form zu bringen oder um Organismen den Weg in das Innere von lebenden oder todten Körpern zu bahnen (§ 65).

Wo es darauf ankam, ist also in der That in einem verschiedenen Sinne wirksame Secretionsthätigkeit, auch von Seite des Wurzelsystems, (z. B. auch bei phanerogamen Parasiten und Saprophyten) ausgebildet und es kann nicht überraschen, wenn fernerhin für bestimmte Blüthenpflanzen eine ausgiebige Nutzbarmachung der ungelösten Aschenbestandtheile durch energische Säuresecretion entdeckt wird.

Ohnehin hat die geschilderte Ausbreitung und Action der Wurzelorgane nicht überall die gleiche Bedeutung, denn in einer Wassercultur werden die gelösten Bestandtheile durch die nie fehlende Wasserbewegung den Wurzeln genugsam zugeführt. Je nach den gebotenen Verhältnissen wird also dieselbe Pflanze entweder schon auf solche Weise ausreichend versorgt oder muss eine mehr oder minder grosse Menge der Nährstoffe durch die geschilderte active Ausbeutung des Bodens gewinnen.

Wasserhaltende Kraft. Im allgemeinen sind oben die Ursachen angedeutet, durch welche Wasser in einem Boden zurückgehalten wird, und es ist hier nicht Absicht, näher auf die Bedeutung von Qualität, Feinkörnigkeit und andere für die wasserhaltende Kraft eines Bodens bedeutsame Umstände einzugehen. Uebrigens kommen für den realen Wassergehalt mannigfache Umstände in Betracht und es ist z. B. klar, dass dann, wenn sich in geringer Tiefe überschüssiges Wasser befindet, die Bodenmasse also gleichsam aus einer Wassermasse hervorragt, der Wassergehalt des Bodens sich in Folge capillarer Hebung höher stellt (volle Wassercapacität), als ohne solche capillare Wasserzufuhr (kleinste oder absolute Capacität)[1]. Durchgehends enthalten im gesättigten Zustande, d. h. wenn man das Wasser auf einem Trichter ablaufen lässt, Sandbodenarten am wenigsten, humöse Bodenarten am meisten Wasser.

1) Vgl. A. Mayer, Agriculturchemie 1895, IV. Aufl., Bd. 2, p. 135.

Meister[1]) fand u. a., dass 1000 Gewichtstheile eines Sandbodens 304, eines Torfbodens 1052 Gewichtstheile Wasser absorbiren, so dass der Boden dann 45,4 resp. 63,7 Volproc. Wasser enthält, Werthe, zwischen welche die von diesem Forscher für andere Bodenarten gefundene wasserhaltende Kraft zu liegen kommt. Die Wassermenge, welche ein Boden zurückhält, wenn er auf einem Trichter mit Wasser übergossen wird, ist übrigens kein Maassstab für die Menge Wasser, welche die Pflanze aus einem Boden beziehen kann. Denn verschiedene Bodenarten enthalten lufttrocken sehr ungleiche Wassermengen, welche im allgemeinen der Pflanze nicht nutzbar sind, weil diese einem lufttrockenen Boden nennenswerthe Wasserquantitäten nicht entnimmt. Eine annähernde Vorstellung über die Wassermengen, welche einer Pflanze in verschiedenen mit Wasser gesättigten Bodenarten zur Verfügung stehen, geben die von Sachs[2]) ausgeführten Experimente. In diesen wurde die wasserhaltende Kraft eines Bodens mit dem Wassergehalt verglichen, welcher das Welken einer mässig transspirirenden Pflanze nicht zu hindern vermochte. Eine junge Tabakpflanze welkte unter solchen Umständen, als der Boden noch 12,3 Proc. Wasser enthielt, und da dieser Boden im gesättigten Zustande 46 Gewichtsprocent Wasser einschloss, so waren für die Tabakpflanze in dem gesättigten Boden 46 — 12,3 = 33,7 Proc. Wasser disponibel. Diese verwendbare Wassermenge betrug in einem Lehmboden 52,1 — 8 = 44,1 Proc. und in einem grobkörnigen Quarzsande 20,8 — 1,5 = 19,3 Proc. nach Experimenten, welche in der besagten Weise mit ähnlichen Tabakpflanzen ausgeführt wurden. Die Wassergehalte von 12,3, resp. 8, resp. 1,5 Proc. stimmen annähernd mit dem Wassergehalte der bezüglichen lufttrockenen Bodenarten. Zugleich ersieht man aus diesen Angaben, dass eine Pflanze einem Humusboden nicht so weitgehend Wasser entreissen kann als einem Sandboden, doch sind, wenn wassergesättigte Bodenarten vorliegen, in einem Humusboden für die Pflanzen grössere Wassermengen disponibel, weil die wasserhaltende Kraft erheblich grösser ist, als die des Sandbodens.

Nach § 27 vermag, in Uebereinstimmung mit den empirischen Erfahrungen, der Boden durch directe Condensation von Wasserdampf eine Pflanze nicht mit Wasser zu versorgen. Selbst wenn diese in trockenere Luft ragt, während sich der Boden in einem dampfgesättigten Raum befindet, wird der Pflanze nicht genügend Wasser zugeführt und das kümmerliche Vegetiren, das Sachs[3]) in derartigen Versuchsbedingungen beobachtete, dürfte wesentlich durch die Thaubildung in dem Boden bedingt gewesen sein.

Absorption im Boden. Die Eigenschaft des Ackerbodens, gelöste Stoffe zurückzuhalten, wurde von Gazzeri[4]) entdeckt, von Th. Way[5]) durch schon umfassendere Arbeiten erwiesen, und namentlich von Liebig[6]) wurde die hohe Bedeutung der Absorption im Naturhaushalt hervorgehoben. Seitdem sind zahlreiche Arbeiten darauf gerichtet gewesen, die thatsächlichen Vorgänge und die Ursachen der Absorption festzustellen[7]).

---

1) Meister, Jahresb. der Agriculturchemie 1859—60, p. 40. Vgl. Sachsse, l. c., p. 199.

2) Sachs, Versuchsstat. 1859, Bd. 1, p. 234.

3) Sachs, l. c., p. 236. Vgl. A. Mayer, l. c., Bd. II, p. 134; Sachsse, l. c., p. 209

4) Siehe Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 56.

5) Way, Journal of the Royal Agric. Soc. 1850, Bd. XI, p. 313 u. Bd. XV, p. 91.

6) Liebig, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1858, Bd. 105, p. 109.

7) Näheres in den citirten Werken v. A. Mayer, Sachsse u. s. w. Siehe auch van Bemmelen, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 265; 1888, Bd. 35, p. 69 u. d. Absorption 1897

Die Frage nach dem Mechanismus der Absorption kann hier nur angedeutet werden. Während Liebig und Andere geneigt waren, die Absorption als physikalisches Phänomen anzusehen, wurde dieselbe von Rautenberg, A. Beyer und Andern als ein chemischer Process angesprochen. Die bezügliche Discussion ist übrigens zum guten Theil gegenstandslos, da die Grenze zwischen Chemie und Physik eine willkürliche und der Natur der Sache nach überhaupt unbestimmt ist. Thatsächlich sind aber typische chemische Umlagerungen im Spiele, wenn etwa aus Chlorkalium das Kalium im Boden zurückgehalten wird, während Chlorcalcium in Lösung geht. Indess dürften andere Stoffe, wie z. B. Farbstoffe, in dem Boden ohne eingreifende Umlagerungen, in analoger Weise wie in Kohle oder in geronnenem Eiweiss, fixirt werden. Nach zahlreichen Untersuchungen, welche namentlich auch durch die aus neuerer Zeit stammenden Experimente bestätigt wurden, kann kein Zweifel sein, dass speciell Alkalien und alkalische Erden wesentlich durch Bildung von Silicaten im Boden fixirt werden. Dem entsprechend hört die Absorptionsfähigkeit des Bodens für Salze der Alkalien und alkalischen Erden auf, wenn alle Hydrosilicate durch Kochen mit Salzsäure zerstört sind und damit eine Auswechselung des Alkalis gegen eine alkalische Erde unmöglich gemacht ist. Dagegen werden auch dann noch ätzende und kohlensaure Alkalien absorbirt, indem dieselben z. B. mit der vorhandenen Kieselsäure eine unlösliche Verbindung eingehen. So gewiss nun die Entstehung der Silicate wohl die wesentlichste Ursache für Fixirung der Basen ist, so sicher giebt es doch auch andere Absorptionsvorgänge, in denen die Bindung in anderer Weise zu Stande kommt. Denn manche Farbstoffe, Gerbsäure und überhaupt Körper, die in keiner Beziehung zu Silicatverbindungen stehen, werden im Boden zurückgehalten (vgl. § 12). Desshalb muss die Gesammtmenge der Alkalien und alkalischen Erden nicht unter allen Umständen durch Silicatbildung festgehalten werden, und es liegt nahe, dass z. B. Aluminiumoxyd oder Eisenoxyd, wenn sie im Boden vorhanden sind, etwas Ammoniak binden, ferner dass unlösliche Phosphate bei der Absorption eine Rolle spielen. Auch wirken die Humussäuren durch das Eingehen unlöslicher Verbindungen bei der Absorption mit.

Zur Demonstration pflege ich eine etwa 250 mm hohe tubulirte cylindrische Glasglocke in umgekehrter Stellung mit feuchter guter Gartenerde so zu füllen, dass das durchfiltrirende Wasser vor dem Ausfliessen aus dem Tubulus eine Schicht Sand und Watte zu passiren hat. Giesst man dann eine mit wenig Ammoniak hergestellte tiefroth gefärbte Lösung von Alizarin auf, so läuft ein kaum gefärbtes Wasser ab, dagegen lässt eine in gleicher Weise mit Sand gefüllte Glocke nach kurzer Zeit die tiefgefärbte Flüssigkeit filtriren.

Die Nährlösung im Boden. Durchgehends enthält das Bodenwasser nur geringe Mengen anorganischer und organischer Stoffe, wie dieses sogleich der geringe Substanzgehalt der Quell-, Drain- und Lysimeterwässer beweist, die durchschnittlich etwa 0,01—0,03 Proc. festen Rückstand geben. Nur ausnahmsweise, z. B. auf salzigem Boden, erreichen die Bodenlösungen erheblichere Concentration. Directe Versuche haben auch gezeigt, dass nur geringe Mengen von absorbirten Stoffen an Wasser abgegeben werden. Peters[1]) fand z. B., dass zum Entziehen von 1 Theil Kali 28000—36600 Theile Wasser nöthig sind, Bretschneider[2]), dass 51612 Theile Wasser nur 1 Theil Phosphor-

1) Peters, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 135.

2) Bretschneider, Jahresb. der Agriculturch. 1865, p. 22. Weiteres über dieses u. Folgendes bei Sachsse, l. c., p. 182; A. Mayer, l. c.

säure auflösen. Dass die nicht absorbirten Stoffe in nur geringer Menge vorhanden sind, ist für die Oekonomie des Bodens bedeutungsvoll. Denn so wird ein Verlust an Salpetersäure vermieden, welche im Ackerboden allmählich aus Ammoniak oder unlöslichen Stickstoffverbindungen entsteht (§ 63).

Die Natur des Bodens und des absorbirten Stoffs hat natürlich wesentlichen Einfluss auf die Concentration und die Zusammensetzung der Bodenlösung. Ohnehin wird durch Salzlösungen, wie schon aus den kurzen Mittheilungen über Absorption hervorgeht, und ferner durch Kohlensäure die Lösung gewisser Stoffe begünstigt[1]). Kohlensäure wird aber in einem Humusboden, durch Oxydation von Humus, durch Fäulniss und Verwesungsprozesse reichlich gebildet und so ist die Bodenluft durchgehends reicher an Kohlensäure als die atmosphärische Luft. In einem normalen Ackerboden wird der, je nach den Umständen sehr veränderliche Kohlensäuregehalt sich bis zu 1 m Tiefe etwa zwischen 0,2 bis 1,0 Proc. halten, bei 6 m Tiefe aber gelegentlich bis zu 8 Proc., in anderen Bodenarten sogar noch höher steigen[2]). Hand in Hand mit solcher Kohlensäureanhäufung, die den gewöhnlichen aeroben Pflanzen bereits schädlich ist, nimmt der Sauerstoffgehalt ab, der indess bei Versuchen Fleck's (siehe Sachsse l. c.) in der Grundluft eines Gartenbodens nicht unter 13,6 Proc. sank. Doch kann der Sauerstoff unter Mithilfe von Mikroorganismen bei mangelhafter Durchlüftung in Schlammmassen sowie in dichten Bodenmassen so weit schwinden, dass sich für die anaeroben Bacterien ein Feld der Thätigkeit eröffnet. In einem solchen Medium können dann freilich Wurzeln, falls sie nicht etwa durch grössere Luftkanäle mit Sauerstoff versorgt werden, um so weniger existiren, als vielfach die im faulenden Boden entstehenden Zersetzungsproducte schädliche Einflüsse auf sie ausüben.



Fig. 17. In der Natur gefundene Wurzelcorrosionen auf einer Platte von Solenhofer-Schiefer. Natürl. Grösse.

Lösende Wirkungen von Wurzeln, Rhizoiden u. s. w. Die lösende Wirkung der Wurzeln wird sehr anschaulich durch die Corrosionen gekennzeichnet, welche man in der Natur an den im Boden liegenden Kalkgesteinen u. s. w. häufig findet[3]) und die man leicht erhält, wenn man Wurzeln zwingt, auf einer polirten weissen oder schwarzen Marmorplatte hinzukriechen (Fig. 17). Zu diesem Zwecke kann man mit Sachs[4]) die Marmorplatte so in einem Blumentopfe unterbringen,

1) Vgl. Sachsse, l. c., p. 181 u. die dort cit. Lit.

2) Sachsse, l. c., p. 142; Ebermayer, Forschungen a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1890, Bd. 13, p. 15.

3) Diese wurden richtig gedeutet von Liebig, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1858, Bd. 105, p. 139. Uebrigens hatte z. B. bereits de Candolle (Phys. übers. v. Röper 1833, Bd. I, p. 191) auf die Corrodirung von Gesteinen durch Flechten hingewiesen. — Augenscheinlich wird die Vertiefung der Aetzfiguren auch noch nach dem Tode d. Wurzeln durch die Fäulniss und die dabei mitwirkenden Organismen fortgesetzt.

4) Sachs, Bot. Ztg. 1860, p. 117.

dass die durch die überdeckende Erde (oder Sägespäne) herabwachsende Wurzel die Platte trifft und gezwungen ist, sich auf derselben horizontal auszubreiten. Jedoch kann man auch für die Demonstration sehr vortheilhaft die 5 bis 10 cm lange Keimwurzel von Pisum, Phaseolus u. s. w. der polirten Oberseite der Platte auflegen, mit einigen Lagen nassen Filtrirpapiers bedecken und durch eine aufgelegte Glasplatte angepresst erhalten. Das Ganze wird dann unter einer Glasglocke so in ein Schälchen aufgestellt, dass die in eine normale Nährlösung (§ 73) herabhängenden Streifen des Fliesspapiers dauernd feucht erhalten werden. Während der über die Glasplatte hervorstehende Keimstengel sich aufwärts krümmt und weiter wächst, haben die der Marmorplatte angepressten Wurzeln nach 2 bis 6 Wochen ihren Verlauf scharf durch matt geätzte oder auch durch merklich vertiefte Linien gekennzeichnet, die bei längerer Wirkung und ebenso in der Natur sogar bis zu erheblich vertieften Furchen werden.

In analoger Weise hat Sachs auf Platten aus Dolomit, Magnesit und Osteolith Korrosionsbilder von Wurzeln dargestellt. Der Wurzelverlauf wird bei Anwendung von Gypsplatten durch erhabene Linien gekennzeichnet, weil da, wo die Wurzeln aufliegen, die Gypsmasse in geringerem Grade durch das Bodenwasser weggelöst wird. Wenn aber gleiche Theile gebrannter Gyps und gepulvertes Calciumcarbonat mit Wasser zu einem Brei angerieben und auf eine Glasplatte ausgegossen werden, so erzeugen die Wurzeln auf der spiegelnden Fläche solcher Platten ähnliche Corrosionsbilder wie auf Marmor. Indem Czapek[1]) an Stelle des Calciumcarbonats z. B. Calciumphosphat, Aluminiumphosphat u. s. w. verwandte, vermochte er das Verhalten verschiedener Körper zu prüfen und u. a. zu constatiren, dass die Wurzeln keine lösende Wirkung auf Aluminiumphosphat ausüben, obgleich dieses, abgesehen von Kohlensäure, durch die üblichen anorganischen Säuren, ferner durch Oxalsäure, Ameisensäure, Weinsäure, Aepfelsäure, Citronensäure, Milchsäure, aber nicht durch Kohlensäure, Essigsäure, Propionsäure angegriffen wird.

Nach diesen und anderen Erfahrungen Czapek's pflegen überhaupt die Wurzeln der Landpflanzen ausser Kohlensäure keine freie Säure auszuscheiden und die bleibende Röthung, welche Lackmuspapier beim Andrücken an manche Wurzeln erfährt[2]), wird der Regel nach durch Monokaliumphosphat bewirkt, das (oder ein anderes saures Phosphat) sehr gewöhnlich in kleinen Mengen aus den jugendlichen Theilen der Wurzeln ausgegeben wird. Die Röthung aber, welche intacte Wurzeln in einem mit neutraler Lackmustinctur versetzten Wasser hervorbringen, verschwindet gewöhnlich mit dem Kochen und kann, wie noch besser die Entfärbung einer rothen Lösung von Phenolphtalein, zur Demonstration der Kohlensäureausscheidung aus Wurzeln benutzt werden.

Bestimmte Beweise für die Ausscheidungen anderer freierer Säuren sind nie erbracht und freie Essigsäure, durch welche Oudemans und Rauwen-

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 321.

2) Becquerel, Archiv. de Botanique 1833, Bd. 1, p. 400; Oudemans u. Rauwenhoff, Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 220; Molisch, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1887, Bd. 96, Abth. I, p. 105; Czapek, l. c. — Nach unbestimmten Annahmen Moldenhawer's (Beiträge zur Anatomie d. Pflanzen 1812, p. 312) über die Lösungswirkungen der Wurzeln, nahm C. Sprengel (Die Lehre vom Dünger 1839, p. 23) für dieselben Ausscheidung von Säuren an. Siehe ferner de Candolle, Physiologie (übersetzt von Röper 1833), Bd. I, p. 191; Liebig, Annal. d. Chem. und Pharmac. 1858, Bd. 105, p. 139.

hoff (l. c.), Milchsäure, durch welche Boussingault[1]) die Wurzeln wirken lassen, sind nach Czapek in den normalen Wurzelsecretionen nicht vorhanden. In diesen ist aber die von Goebel[2]) nachgewiesene Ameisensäure nach Czapek verbreitet, jedoch an Basen gebunden.

Thatsächlich sind bis dahin nur solche Lösungswirkungen der Wurzeln beobachtet, die schon durch Kohlensäure erzielbar sind. Auch die ziemlich scharfe Abzeichnung des Verlaufes einer Wurzel auf einer Marmorplatte ist sehr wohl zu verstehen, wenn man bedenkt, dass an den Contactstellen die intensivste Wirkung der Kohlensäure stattfindet und dass bei dauernder Fortführung der in jedem Augenblicke gelösten minimalen Menge endlich ein ansehnlicher Erfolg erzielt wird. So entsteht auch eine gut begrenzte Aetzfigur, wenn eine mit Thierblase verbundene kleine Glasglocke auf eine Marmorplatte aufgesetzt und das im Innern befindliche, mit Kohlensäure gesättigte Wasser häufig erneuert wird. Der schnelleren Wirkung halber verwendet man freilich besser salzsäurehaltiges Wasser, um etwa mit Hilfe des in Fig. 18 abgebildeten Apparates zu demonstriren, wie das durch die Imbibitionsflüssigkeit Gelöste auf diosmotischem Wege in das Innere der Zelle geführt wird[3]).

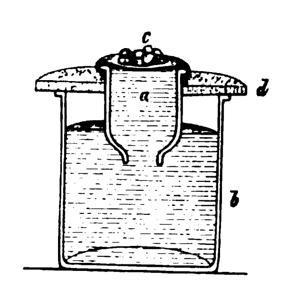


Fig. 18. Das mit Thierblase verbundene Glöckchen *a* wird durch den Ring *d* in der abgebildeten Stellung gehalten und ist, wie das Gefäss *b* mit 1—2 Proc. HCl enthaltendem Wasser gefüllt. Werden dann bei *c* Marmor- oder Kreidestückchen aufgelegt, so lässt sich 1/2—1 Stunde (nach Entfernung des Glöckchens) durch Ammoniak und Oxalsäure das reichliche Vorhandensein von Calcium in der Flüssigkeit nachweisen. (Median halbirt in 1/3 der natürl. Grösse.)

Nach dem Nichtangreifen der Platten aus Aluminiumphosphat werden während der ganzen Entwickelung des Wurzelsystems stärkere Säuren weder direct, noch indirect in Action gesetzt. Demgemäß wird, wie es möglich wäre[4]), durch Umsatz des secernirten Monokaliumphosphats mit Chlormetallen keine freie Salzsäure erzielt. Ferner vermag also die Kohlensäure mit ihrer schwachen Avidität aus Chloriden, Nitraten, Sulfaten u. s. w. keine Säure in Freiheit zu setzen. Denn wenn nur eine sehr geringe Menge dieser Säuren ausgetrieben würde, so hätte in Folge der dauernden Bindung und Entfernung der Säure die Continuität des Processes nach dem Princip der Massenwirkung mit der Zeit zu einem merklichen Erfolge führen müssen (vgl. § 22). Ein solcher wird z. B. bei der mit stärkerer Avidität ausgestatteten Oxalsäure (doch auch schon bei der schwächeren Weinsäure) dadurch merklich, dass eine Lösung der Säure nach Zusatz von Chlornatrium oder Kaliumnitrat ein Marmorstückchen energischer angreift[5]). Derartige Verhältnisse werden also

1) Boussingault, Die Landwirthschaft, deutsch von Gräger, II. Aufl. 1851, Bd. I, p. 24.

2) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1891, Bd. 2, p. 211.

3) In solcher Weise zunächst zur Demonstration benutzt auf Veranlassung von Liebig durch Zöller, Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 45.

4) Maly, Chem. Centralblatt 1878, p. 56; Czapek, Jahrb. für wiss. Botan. 1896, Bd. 29, p. 365.

5) Emmerling, Ber. d. chem. Gesellsch. 1877, Bd. 10, p. 650; Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 109. — Es ist dieses eine Consequenz der relativen Avidität d. Säuren. Siehe über diese L. Meyer, die modernen Theorien d. Chem. 1884, 5. Aufl., p. 482 u. Pfeffer, Pflanzenphysiol. § 22. Ueber den Nachweis freier HCl u. s. w. siehe z. B. Salkowski, Ber. d. chem. Gesellsch. Referat 1892, p. 343; Detmer, Bot. Ztg. 1884, p. 79.

sicherlich da in der Natur wirksam mithelfen, wo, wie bei Pilzen, organische Säuren ausgeschieden werden und wo die anderen nöthigen Voraussetzungen erfüllt sind.

Soviel ist gewiss, dass Pilze, gleichviel ob mit oder ohne solche Unterstützung, vielfach durch Säureausscheidungen sehr ausgiebige Lösungswirkungen erzielen, mit deren Hilfe sich bekanntlich Flechten in kalkhaltende Gesteine einfressen [1]). Näher ermittelt ist aber z. B. noch nicht, ob gewisse Algen, die es verstehen, in Kalkgesteinen förmliche Gänge zu bohren [2]), sich zu diesem Zwecke nur der Kohlensäure oder anderer Mittel bedienen. Uebrigens ist, wie hier nicht erörtert werden kann, ganz wohl möglich, dass Organismen gleichzeitig Kalktuff bilden und auf Kalkgesteine lösend wirken und so kann auch nicht überraschen, dass nach Rosen [3]) ein Plasmodium von Aethalium septicum, trotzdem es Calciumcarbonat in sich führt, corrodirend auf eine Marmorplatte wirkt.

Da die Pilze erfahrungsgemäss nur theilweise und wiederum nur unter bestimmten Ernährungs- und Culturbedingungen Säuren ausscheiden, unter anderen Umständen aber sogar alkalische Reaction erzeugen, so muss es wahrscheinlich dünken, dass höhere Pflanzen theilweise oder bedingungsweise (abgesehen von Kohlensäure) freie Säuren secerniren. Einige bereits (§ 22) mitgetheilte Beobachtungen sprechen in der That zu Gunsten dieser Annahme und zudem ist nicht zu vergessen, dass, wie es für Pilze bekannt ist (§ 86), die Säureproduction regulatorisch, d. h. durch Inanspruchnahme, gelenkt sein kann. Durch die Pilze u. s. w. ist genugsam bekannt, dass ganz verschiedene Säuren zur Ausscheidung kommen. Uebrigens wird nach Czapek die saure Reaction der Wurzeln von Hyacinthus orientalis durch Oxalsäure (wahrscheinlich das saure Kalisalz) verursacht.

Anderweitige auffällige Secrete gehen den gewöhnlichen Landpflanzen ab [4]) und so ist um so weniger daran zu denken, dass diese die Nachbarpflanzen durch Ausscheidungen schädigen und verdrängen [5]), als der absorbirende Humusboden geringfügige Secretionen unschädlich machen wird.

Ist nach alledem die lösende Action der Wurzeln der höheren grünen Pflanzen im allgemeinen geringer, als man es zumeist annahm, so ist sie doch durchaus nicht zu unterschätzen. Jedenfalls ist aber die Annahme Liebig's [6]) ungerechtfertigt, nach welcher die Landpflanzen nur durch die lösende Wir-

---

1) Bachmann, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1890, p. 141; 1892, p. 35; Fünfstück, Beiträge zur wiss. Bot. 1895. Bd. I, p. 157. — Ueber Pilze vgl. Zopf, die Pilze 1890, p. 185. Dass Pilze durch ihre Säuresecretion schnell Kalkplättchen durchbohren, wenn sie chemotropisch angelockt werden, haben die in meinem Institut angestellten Unters. von Lind ergeben, die demnächst publicirt werden.

2) Cohn, Jahresb. d. schles. Gesellsch. f. vaterländische Cultur 1893, p. 19 u. die hier citirte Lit. (C. Schröter u. O. Kirchner, Vegetation des Bodensees 1897).

3) Citirt bei Cohn, l. c., p. 22.

4) Entgegen der Annahme von Molisch (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1887, Bd. 96, p. 84) sind nach Czapek (Jahrb. für wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 374) im Wurzelsecrete der Phanerogamen Enzyme nicht od. doch nicht auffällig vorhanden. Ueber die vermeintlichen oxydirenden Secrete siehe auch Pfeffer, Oxydationsvorgänge 1889, p. 406 und Höveler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 313. Vgl. ferner § 101.

5) Eine solche Annahme, die in älteren Zeiten eine Rolle spielt, ist längst widerlegt. Lit. siehe Mohl, Vegetabil. Zelle 1851, p. 95. Vgl. über Pilze u. s. w. § 92.

6) Liebig, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1858, Bd. 105, p. 138; Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiol. 1876, p. 120. Näheres über diese Frage bei A. Mayer, Agriculturchem. 1895, IV. Aufl., Bd. 2, p. 103.

kung der Wurzeltheile die zureichende Menge von Aschebestandtheilen dem Boden entnehmen können. Ja es ist keine Frage, dass in einem nährstoffreichen Boden und bei genügender Wassercirculation eine volle Versorgung ohne Verwachsen mit den Bodentheilchen möglich sein würde, während in einem nährstoff- und wasserarmen Boden die Ausbreitung und Anschmiegung der Wurzeltheile aus den schon angedeuteten Gründen eine ganz hervorragende Bedeutung hat und haben muss.

Im allgemeinen wird übrigens die Pflanze die absorbirten Stoffe sich erwerben können. Dagegen sind ihr die unlöslichen und unangreifbaren Verbindungen unzugänglich und eine Pflanze kann somit aus Mangel an Kalium, Phosphor, Stickstoff in einem Boden zu Grunde gehen, dessen Analyse eine grosse Menge dieser Körper anzeigt. Die Bestimmung dessen, was mit Wasser oder mit verdünnten Säuren ausgezogen wird, giebt aber schon desshalb nur eine annähernde Vorstellung von dem, was eine Pflanze dem Boden zu entnehmen vermag[1], weil ja daraus nicht zu entnehmen ist, was durch die stetig und langsam fortwirkende Verwitterungs- und Nagearbeit der Pflanze allmählich zugänglich wird.

Zudem sind die verschiedenen Arten in ungleichem Sinne und mit ungleicher Energie für Erwerbung der Nährstoffe activ thätig und es ist u. a. schon auf die Flechten hingewiesen, welche selbstthätig sehr kräftig dahin arbeiten, auf einem Felsen einen festen Standort und Nährstoffe zu gewinnen. (Ueber Zuführung durch Staub vgl. § 27.) Die Haftfasern der Flechten, sowie die Rhizoiden der Moose drängen sich fort und fort zwischen die mit Hilfe ihrer eigenen Thätigkeit aufgelockerten Gesteinspartikel, und indem mit diesen und den herbeigeführten Staubtheilen die abgestorbenen Partien der genannten Gewächse sich mengen, wird ein wenig eines zwar immer noch ungünstigen Bodens gewonnen. Dieser kann indess schon etwas anspruchsvollere Vegetabilien beherbergen, welche das Werk ihrer Vorgänger fortsetzen und erweitern, bis endlich, nach vielleicht vielfachem Wechsel, sich eine üppige Vegetation als Monument der ersten Besiedler aus einem humusreichen fruchtbaren Boden erhebt. An Laven des Vesuv, sowie an Felstrümmern alpiner Bergstürze, kann der aufmerksame Beobachter oft in schönster Weise dieses Walten und Schaffen der Flechten und Moose verfolgen[2].

Auf nacktem Sand, auf zermalmten Steinstücken aber können, sofern nur Feuchtigkeit genügend geboten wird, sogleich höhere Pflanzen thätigen Antheil an dem Colonisationswerk nehmen und auch hier schafft die anfangs bescheidene Vegetation allmählich den Humusboden und die Bedingungen eines günstigen Culturbodens.

Wir können indess nicht auf die nähere Schilderung dieses ewigen Wirkens und Schaffens, auf den stetigen Kreislauf auf unserem Planeten eingehen, in dem im Vereine mit anderen Momenten auch die Pflanzenwelt so wirkungsvoll be-

---

1) Näheres in den citirten Werken über Agriculturchemie. — Von neuesten Arbeiten vgl. z. B. König u. Haselhoff, Landwirth. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 1009.

2) Vgl. Humboldt, Reisen in d. Aequinoctialgegenden I, p. 143; Göppert, Flora 1860, p. 161; Senft, ebendas. 1860, p. 193; Pfeffer, Jahrb. d. Schweizer Alpenclubs 1867—68, IV. Jahrgang, p. 462 und Bryogeograph. Stud. a. d. rhätisch. Alpen 1870, p. 135 (Separatab. a. d. Denkschr. d. Schweiz. Naturf.-Gesellschaft).

theiligt ist (vgl. auch § 51). Erinnert sei nur noch daran, dass auch Mikroorganismen an diesen Zersetzungen und Umsetzungen im Boden in ganz hervorragender Weise mitwirken und durch die Thätigkeit bestimmter Bacterien werden u. a. die Stickstoffverbindungen dauernd zu der den meisten höheren Landpflanzen am besten zusagenden Salpetersäure oxydirt. Nicht minder ist ferner der rein mechanischen Actionen der zusammenhaltenden und zertrümmernden Wirkung der Wurzelorgane zu gedenken und die Thiere, wie z. B. die Regenwürmer[1]), helfen ebenfalls in verschiedener Weise bei der Schaffung des fruchtbaren Bodens.

Kapitel V.

Mechanik des Gasaustausches.

§ 29. Allgemeines.

Im Stoffwechsel spielen bekanntlich gasförmige Körper eine hervorragende Rolle. So muss in den aeroben Pflanzen dauernd für genügende Zufuhr von Sauerstoff und für entsprechende Abführung der im Athmungsprocess entstehenden Kohlensäure gesorgt sein, beleuchtete grüne Pflanzen aber verarbeiten unter Production von Sauerstoff ansehnliche Mengen von Kohlensäure, die sie aus der Luft gewinnen, obgleich in dieser die Kohlensäuretheilchen nur dünn gesäet sind. Ferner entwickeln manche Pflanzen, besonders Gährorganismen, neben Kohlensäure andere Gase, z. B. Wasserstoff, Schwefelwasserstoff, Kohlenwasserstoff. Ferner finden auch entbehrliche Stoffe ihren Weg in die Pflanze, und so dringen Stickstoff, Wasserstoff etc., auch wenn sie nicht verarbeitet werden, in die luftführenden Binnenräume, sowie in die lebendigen Zellen.

In der turgescenten Zelle selbst befinden sich die Gase, abgesehen von den vereinzelt vorkommenden Gasvacuolen (vgl. § 22) in Lösung und demgemäss kann ein gasförmiger Körper auch nur in Lösung seinen Weg in das Innere der Zelle nehmen. Denn wenn die Zelle von Luft umspült ist, so lässt doch die mit Wasser imbibirte Zellwand keine Gasblasen passiren, wohl aber lösen sich in der Imbibitionsflüssigkeit, analog wie in einer Wasserschicht, die anprallenden Gastheilchen auf, um dann, ebenso wie andere gelöste Körper, in das Innere der Zelle zu wandern. Eine Anhäufung im Innern führt aber in üblicher Weise zu einer Exosmose des diosmirenden Gases, das aus der übersättigten Imbibitionsflüssigkeit an der freien Aussenfläche in Gasform in die Luft übergeht.

Im Princip ändert sich nichts, wenn eine überdeckende Wasserschicht den Verkehr vermittelt, die z. B. Sauerstoff oder Kohlensäure in dem Maasse aus

---

1) Ch. Darwin, Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer 1882; Wollny, Forschungen a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1890, Bd. 13, p. 381.

der Luft aufnimmt, als die consumirende Zelle diese Gase dem Wasser entreisst. Bei solcher allmählichen Ueberführung der in der Zelle producirten Gase in die Luft kann eine Ausscheidung von Gasblasen an der Oberfläche der Pflanze unterbleiben, die sich aber in bekannter Weise einstellt, wenn durch schnellere Ausscheidung eine locale Uebersättigung des umgebenden Wassers herbeigeführt wird. In der Zelle aber kommt es bei dem hohem osmotischen Druck nicht zu einer solchen Uebersättigung und es ist schon früher darauf hingewiesen, dass dieserhalb auch die Bildung und Erhaltung von Gasvacuolen einer speciellen Erklärung bedarf.

Somit ist solcher Austausch einer turgescenten Zelle nur darin von der Zufuhr, resp. Abfuhr eines nicht flüchtigen Körpers verschieden, dass der gasförmige Körper erst an der Oberfläche der Zellwand in Lösung gebracht (resp. gasförmig) wird. Demgemäss kann ein allseitig von turgescenten Zellen umschlossener lufterfüllter Binnenraum nur auf diosmotischem Wege einen Gasaustausch unterhalten und dasselbe gilt für lufterfüllte Zellen und Gefässe, bei welchen die Gastheilchen in gelöster Form die imbibirte Membran zu durchwandern haben.

Die diosmotische Aufnahme ist also für jede turgescente Zelle nothwendig und die Durchlüftungssysteme haben nur die Aufgabe, die Körper in Gasform schneller im Inneren der Pflanze zu verbreiten und so zu erreichen, dass die langsamere diosmotische Beförderung von Zelle zu Zelle nur auf kürzere Strecken nothwendig ist. In analoger Weise dienen bekanntlich gut leitende Systeme dazu, das Wasser in die Nähe der zu versorgenden Zellen und Zellcomplexe zu führen.

Dieser Aufgabe entsprechend findet man bei massiger Entwickelung von Zellcomplexen allgemein ein mehr oder minder ausgebildetes intercellulares Durchlüftungssystem, das der gekennzeichneten Aufgabe natürlich auch dann dienstbar ist, wenn es selbst, wie bei submersen Wasserpflanzen, nur auf diosmotischem Wege Gase gewinnen und abgeben kann. Bei den von Luft umspülten Pflanzentheilen treten bekanntlich sehr gewöhnlich Spaltöffnungen und Porenkork (Lenticellen) hinzu und mit Hilfe dieser offenen Ausführungsgänge können nunmehr Gase als solche ihren Weg bis tief in das Innere der Pflanze nehmen.

Solche offene Einführungswege sind natürlich für die Pflanze um so bedeutungsvoller, je weniger Cuticula und Kork die Gase in das Innere der Pflanze passiren lassen. Zudem kommen die Gase im Intercellularsystem mit einer grossen aufnehmenden Fläche solcher Wandungen in Berührung, welche für Wasser und gelöste Körper leicht permeabel sind und sein können. Im allgemeinen nimmt überhaupt mit der Permeabilität für Wasser und Wasserdampf auch die Durchlässigkeit der Cuticula und des Korkes für Gase und gelöste Körper ab und wenn also zur Erreichung eines genügenden Transspirationsschutzes eine schwer durchlässige Cuticula nothwendig ist, so wird auch der Gasaustausch durch diese, wenn auch nicht im gleichen Maasse erschwert. Doch ist es wichtig und nothwendig, dass im allgemeinen auch dann noch die zur Unterhaltung der Lebensthätigkeit unentbehrliche Menge von Sauerstoff den Zellen zugeführt wird, wenn zur Verminderung der Transspiration die Stomata geschlossen und somit unwegsam für Gase werden. Dadurch wird aber die Production organischer Substanz sehr deprimirt, da bei der grossen Verdünnung

der Kohlensäure dieses Gas nur in geringer Menge durch die Cuticula bis zu den Chlorophyllkörpern gelangt. Eine solche Benachtheiligung einer einzelnen Function ist zu Gunsten des Ganzen nicht zu vermeiden, weil ein das Austrocknen verhütender regulatorischer Transspirationsschutz ohne die gleichzeitige Einengung des Gasaustausches nicht erreichbar ist (§ 27). Indess wird auch bei den das Austrocknen vertragenden Moosen etc. mit dem Wasserverlust die Assimilations- und die Lebensthätigkeit vermindert und endlich sistirt.

Für den Gasaustausch sind übrigens dieselben Principien maassgebend wie für den Stoffaustausch und demgemäss wurde auch in Kap. IV, allerdings nebenbei, auf gasförmige Körper Bezug genommen. Ferner ist schon aus dem Gesagten zu entnehmen, dass Kohlensäure, Sauerstoff, aber auch Stickstoff etc. verhältnissmässig leicht durch die mit Wasser imbibirte Zellwand, sowie durch den Protoplasmakörper diosmiren.

In Folge der leichten Beweglichkeit wird im allgemeinen in der Luft für schnelle Herbeiführung und Wegschaffung der gasförmigen Körper gesorgt und so vermag sich das assimilirende Blatt in kurzer Zeit die in einem grossen Luftvolumen enthaltene Kohlensäure anzueignen (§ 57). Ohne Frage sind auch in dem Durchlüftungssystem stets Mischungs- und Strömungsbewegungen für Zuführungen und Ausgleichungen thätig.

Die auf den Gasaustausch berechneten speciellen Eigentümlichkeiten können hier nicht berücksichtigt werden. Ein allgemeines Bild über die Bethätigung einzelner Organe erhält man, wenn man den in Bezug auf den Stoffaustausch besprochenen Momenten Rechnung trägt (§ 25—27) und dabei beachtet, dass die Gase insofern bevorzugt sind, als sie sowohl den von Luft, als auch den von Wasser umspülten Organen zugeführt werden und zugänglich sind. In der That vermag eine submerse Pflanze ihren Gasbedarf auch aus dampfgesättigter Luft zu decken und je nach dem Wasserstand werden in der Natur manche Pflanzen gezwungen, an der Luft oder submers zu leben.

Im Grossen und Ganzen ist durch die Befähigung zur Transspiration (§ 38) auch die Austauschfähigkeit für Gase gekennzeichnet, die in einem ähnlichen Sinne wie die Abgabe von Wasserdampf von der Benutzung offener Ausführungsgänge und der Beschaffenheit der abgrenzenden Haut abhängig ist. Die Permeabilität der Wandungen für Gase und Wasserdampf fällt und steigt im allgemeinen mit der Durchlässigkeit für flüssiges Wasser. Demgemäss lässt u. a. die Cuticula der submersen Pflanzen, der Moosblätter etc. Kohlensäure, Sauerstoff etc. leicht passiren, während durch die Imprägnation mit wachsartigen Körpern auch die Durchlässigkeit der Cuticula für die obigen und andere Gase sehr erheblich vermindert wird. Doch ist es von hoher physiologischer Bedeutung, dass soweit sich ersehen lässt, die Wandungen mit der Cuticularisirung im höheren Grade für Wasser und Wasserdampf undurchlässig werden als für Kohlensäure, Sauerstoff etc. (§ 21, 30).

Das alles gilt zunächst für die mit Wasser versorgten Wandungen, die in turgescenten Pflanzen allein oder doch vorwiegend in Frage kommen. Tritt aber Austrocknen ein, so scheint die Durchlässigkeit für Gase allgemein, jedoch im höheren Maasse für die wasserreichen, als für die stark cuticularisirten Wandungen abzunehmen (§ 30). Ein solches Verhalten hängt damit zusammen, dass in der Zellhaut, ähnlich wie in einer Leimgallerte keine lufterfüllten Poren

auftreten, die eine Massenströmung (Filtration) von Gasen gestatten. Da also die Gase nach Maassgabe ihrer Löslichkeit in der Imbibitionsflüssigkeit diosmotisch passiren, so ist klar, dass mit dem Wassergehalt der Zellhaut (ebenso der Gelatine) die Permeabilität zunimmt.

Durch die diosmotische Bewegung wird aber Gas sehr viel langsamer fortbewegt, als durch eine Massenströmung und demgemäss wird die Durchlässigkeit einer Gypsplatte sehr erheblich gesteigert, wenn die bisher mit Wasser gefüllten Poren und Kanälchen in Folge des Austrocknens dem freien Gasverkehr eröffnet werden. Aus gleichen Gründen hat jede Sperrung der Spaltöffnungen oder der Intercellularen durch capillar festgehaltene Wassertröpfchen eine sehr bedeutende Beeinträchtigung des Gasverkehrs zur Folge und es ist für die Pflanze von hoher Bedeutung, dass solche Sperrungen der Eingangspforten und Binnenkanäle unter normalen Verhältnissen vermieden werden.

In der That sind die Spaltöffnungen, sowie das innere Durchlüftungssystem in ausgesprochener Weise auf den freien Gasverkehr berechnet und dem entsprechend pflegen nur die normaler Weise von Luft umgebenen Organe mit offenen Ausführungsgängen ausgestattet zu sein. Ihrer Aufgabe als Gaswege werden die Spaltöffnungen auch dann nicht entfremdet, wenn ein in Wasser untergetauchtes Blatt mit einer Gasschicht bedeckt bleibt, die schon durch den Silberglanz bemerklich wird. Durch Vermittelung dieser Gasschicht werden die in Wasser gelösten Gase in Luftform für die Pflanze gewonnen, ohne dass es besonderer Einrichtungen wie etwa bei dem Fische bedarf. Unter diesen Umständen vermag auch das submerse Luftblatt reichlich Kohlensäure zu gewinnen, während es (analog wie in der Luft) bei Vorhandensein einer schwer durchlässigen Cuticula im Lichte gewöhnlich nicht mehr zu einer Production von Stärke kommt, wenn mit dem Benetzen des Blattes die Stomata durch Wasser verstopft wurden (§ 57). Dagegen nehmen die submers lebenden Pflanzen die Gase, auch die Kohlensäure, in zureichender Menge ohne Vermittelung einer Luftschicht auf und für die Gewinnung der in Wasser gelösten nicht flüchtigen Körper ist eine directe Benetzung nothwendig[1]).

Aus alledem geht genugsam hervor, dass die directe Aufnahme durch die peripherischen Wandungen, und wo offene Gaswege vorhanden sind, der Austausch durch diese, je nach den Eigenschaften der Pflanze und ihrer Organe, sowie nach Maassgabe der obwaltenden Verhältnisse in ungleichem Maasse zusammenwirken[2]). Es ist auch schon erwähnt, dass das Luftblatt nach Schluss der Spalten sehr gewöhnlich nicht mehr eine genügende Menge von Kohlensäure zugeführt erhält und bei sehr geringer Permeabilität der Cuticula wird

1) Unrichtiger Weise fordert Merget (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 376, 959) für alle untergetauchten Pflanzen eine Umhüllung mit einer, wenn auch noch so dünnen Luftschicht. Vgl. auch Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1889, VII. sér., Bd. 9, p. 40.

2) Das Zusammenwirken von Gasaustausch durch offene Ausführungsgänge und durch Zellhäute ist wohl zuerst von Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1832, Bd. 25, p. 242) im allgem. richtig aufgefasst worden. Weiterhin hat dann Garreau in verschiedenen Arbeiten eine richtige Darstellung gegeben. — Merget's Annahme (Compt. rendus 1877, Bd. 84, p. 376), dass Gase wesentlich nur durch Spaltöffnungen in die Pflanze gelangen, und Barthélemy's gegentheilige Behauptung (ebenda p. 663), dass die Rolle der Spaltöffnungen beim Gasaustausch eine nur untergeordnete sei, bedürfen keiner besondern Kritik.

unter Umständen nicht mehr die zur vollen Athmung nothwendige Menge von Sauerstoff zugeführt[1]). Uebrigens werden Cuticula und Kork nicht nur mit der Entwickelung, sondern auch je nach den Aussenbedingungen und der Inanspruchnahme in verschiedener Weise ausgebildet (§ 21, 38). Ferner ist die Oeffnungsweite der Spalten veränderlich, und der Austausch von Gasen und Wasserdampf durch diese fällt somit aus, sobald die Spaltöffnungen in Folge einer zu geringen Wasserzufuhr dauernd geschlossen bleiben. Ausserdem begünstigen noch manche andere Umstände den osmotischen oder den freien Gasdurchgang. So kommt z. B. die durch Druckdifferenzen etc. erzeugte Massenströmung insbesondere der Gasbewegung durch offene Ausführungsgänge zu Gute und die Bedeutung und Wirksamkeit dieser wird in hervorragender Weise durch die Weite der Intercellularen, sowie durch die Wegsamkeit und die Ausbreitung des Intercellularsystems unterstützt.

Auf die sehr verschiedene Entwickelung und Ausbildung des Durchlüftungssystems kann hier nicht eingegangen werden[2]), doch kommt einiges über die Wegsamkeit noch fernerhin zur Mittheilung. Klar ist übrigens, dass mächtig entwickelte Intercellulargänge, wie sie sich u. a. bei vielen Wasserpflanzen finden, eine schnelle Ausgleichung gestatten, während bei mangelhafter oder fehlender Communication sich gewisse Unterschiede in Druck und Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase ausbilden und erhalten können.

Nach Maassgabe der Verbindungswege und der obwaltenden Verhältnisse werden desshalb Spaltöffnungen und andere Austauschstellen mehr von localer Bedeutung oder auch geeignet sein, die Versorgung fernliegender Organe zu übernehmen. So pflegt z. B. in dem lebhaft assimilirenden Luftblatt die Kohlensäure schon durch die Spaltöffnungen benachbarter grüner Zellen beschlagnahmt zu werden (§ 57). Dagegen ist das mächtige Durchlüftungssystem in Nymphaea, Typha, Equisetum, überhaupt in den Wasser- und Sumpfpflanzen ohne Frage darauf berechnet, den Sauerstoff, da wo es noth thut, von den Blättern u. s. w. oder auch von den bei gewissen Pflanzen vorhandenen Athmungswurzeln aus[3]) bis in die Rhizome und Wurzeln zu führen. Denn diese vermögen von Aussen gar keinen Sauerstoff aufzunehmen, wenn sie in einem Schlamme stecken, in dem anaerobe Organismen gedeihen und schon aus einem zähen Lehmboden u. s. w. dürfte öfters nicht die genügende Menge von Sauerstoff gewinnbar sein. Auch bei Wassercultur mag das Wurzelsystem gelegentlich einen Theil des Sauerstoffs durch Vermittelung der in Luft ragenden Organe beziehen und auf diesem Wege kann augenscheinlich die Wurzel der Keimpflanzen von Faba, Pisum u. s. w., wenn es sein muss, fast ihren ganzen Sauerstoffbedarf decken[4]).

Die oben gekennzeichnete Versorgung des Wurzelsystems von Wasserpflanzen u. s. w. wird auch nicht durch die mit engeren Intercellularen ausgestatteten Diaphragmen verhindert, welche allerdings den Verkehr in etwas verlangsamen, dafür aber von Vortheil für die Aussteifung sind und ferner das

1) Siehe z. B. Mangin (Compt. rend. 1887, Bd. 105, p. 879).

2) Vgl. z. B. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie 1896, II. Aufl., p. 375.

3) Vgl. Jost, Botan. Zeitg. 1887, p. 601; Schenck, Flora 1889, p. 83; Karsten, Ueber die Mangrove-Vegetation in Bibliotheca botanica 1891, p. 55; Göbel, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1886, p. 249 u. Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, Th. II, p. 255.

4) Vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 245.

Eindringen von Schlamm u. s. w. verhüten, wenn ältere Theile absterben oder wenn die Rhizome mechanisch geöffnet und zerrissen werden.

Trotz der hohen Bedeutung für den Gasverkehr darf die Ausbildung der luftführenden Räume nicht allein von diesem Gesichtspunkte beurtheilt werden. Denn intercellulare Räume, gleichviel aus welchen Rücksichten und Ursachen sie gebildet werden, füllen sich gewöhnlich, wie auch die abgestorbenen Zellen, mit Luft. Offenbar aber sind z. B. die aus constructiven Rücksichten gebildeten gewaltigen Lufträume in dem Stengel von Gräsern, Umbelliferen u. s. w. nicht speciell auf die Gasversorgung berechnet und neben dieser sind die lufterfüllten Räume bei Wasserpflanzen auch für das Schwimmen von Bedeutung.

Ein Parallelismus zwischen Ausbildung des Intercellularsystems und des Gasbedarfs ist somit gar nicht zu erwarten. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass sich durchgehends lufterfüllte Intercellularen zwischen Gewebemassen einschieben, und frühzeitig pflegen solche auch z. B. unter dem Urmeristem aufzutreten, dessen Binnenzellen freilich alle Körper, somit auch den Sauerstoff, unter Durchwanderung mehrerer Zelllagen diosmotisch zugeführt erhalten. Nach den Erfahrungen an diesen und anderen sehr thätigen Geweben genügen schon sehr enge Intercellularen, um die Ansprüche einer sehr energischen Athmungsthätigkeit zu befriedigen. Indess ist es mit Rücksicht auf den spärlichen Kohlensäuregehalt der Luft wohl zu verstehen, dass das Durchlüftungssystem im allgemeinen zwischen chlorophyllführenden Zellen sehr gut ausgebildet ist.

Es ist also ganz vortheilhaft, dass in einem Blatte u. s. w. bei guter Beleuchtung das Durchlüftungssystem gewöhnlich ansehnlicher ausfällt, als bei mangelhafter Lichtzufuhr[1]) und dass mit dem Wasserleben amphibischer Pflanzen das Intercellularsystem oft mächtiger entwickelt wird[2]). Indess dürfen die durch äussere Verhältnisse erzielten Erfolge auch in diesem Falle nicht allein teleologisch beurtheilt werden. Uebrigens werden Intercellularräume gelegentlich anderen Zwecken, z. B. zu Secretbehältern nutzbar gemacht. Andererseits ist die partielle oder totale Füllung von todten Zellen oder Gefässen mit Luft im allgemeinen nicht auf die Gasversorgung lebendiger Zellen berechnet und bekanntlich pflegt eine offene Communication zwischen solchen luftführenden Elementarorganen und dem eigentlichen Durchlüftungssystem nicht zu bestehen.

Unter normalen Verhältnissen wird, wie es die Function erfordert, das Durchlüftungssystem frei von verstopfendem Wasser gehalten. Für die Freihaltung der Spaltöffnungen ist durchgehends durch Nichtbenetzung, sowie durch die Ableitung von Regen und Thau gut gesorgt (§ 27). In den transspirirenden Pflanzen bringt es schon die submaximale Sättigung der turgescirenden Zellen mit sich, dass die Intercellularen Luft führen und nur bei aussergewöhnlicher Saftfülle theilweise mit Wasser injicirt werden[3]). In diesem Falle und ebenso

---

1) Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standorts auf d. Ausbildung d. Laubblätter 1883, p. 17.

2) Schenck, Biologie d. Wassergewächse 1886 u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 526; Göbel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, Th. II, p. 255 u. d. in diesen Arbeiten cit. Lit.

3) Vgl. über Wurzeldruck § 41. — Fernere Beispl. u. a. bei Westermaier, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1884, p. 1107; Jönsson, Botaniska Notiser 1892, p. 252.

nach künstlicher Injection werden die Intercellularen aber nach Beginn der Transpiration bald wieder trocken gelegt[1]). Dabei bildet sich in diesen Durchlüftungssystemen, insbesondere bei Gegenwart von offenen Ausführungsgängen, keine nennenswerthe negative Gasspannung aus, die aber bei der Wasserentziehung aus Gefässen zur Geltung kommt und die, sobald es geht, zu einer Wiedereinsaugung von Wasser führt (Kap. VI).

Bei den submersen Pflanzen, die sich dauernd in maximaler Turgescenz befinden, arbeitet schon der mit der Kohlensäurezersetzung erzielte positive Gasdruck (§ 32) auf Freihaltung des Durchlüftungssystems hin. So bleiben trotz des hohen Wasserdruckes die Blasen von Fucus lufterfüllt, die sogar durch die hohe Gasspannung zersprengt werden, wenn die Pflanze plötzlich aus der Tiefe an die Oberfläche des Meeres gebracht wird[2]). Immerhin müssen noch andere Momente die Freihaltung der Intercellulare bewirken, da diese sich auch im Urmeristem und in chlorophyllfreien Organen mehr oder weniger bald und vollkommen mit Luft füllen.

Wie schon der Augenschein lehrt, ist das Volumen der lufterfüllten Räume sehr verschieden. In den Blättern der meisten Landpflanzen dürfte etwa $^1/_4$ bis $^1/_5$ des Gesammtvolumens auf Lufträume fallen. Als Extreme fand Unger[3]) in seinen Untersuchungen einen Maximalwerth von 71,3 Volumprocent für die schwimmende Pistia texensis und einen Minimalwerth von 3,5 Volumprocent für die fleischige Begonia hydrocotylifolia. Dass speciell im Holze der Luftgehalt je nach dem Wassergehalt sehr verschieden ist, ergiebt sich ohne weiteres aus den später (Kap. VI) zu erwähnenden Thatachen[4]).

§ 30. Gasdurchtritt durch Zellwände und Zellen.

Abgesehen von Primordialzellen haben die Gase durchgehends Zellwandungen zu durchwandern, deren Durchlässigkeit von der Dicke und der specifischen Qualität und ausserdem davon abhängt, ob die Zellwände von Wasser durchtränkt oder trocken sind. Im lebensthätigen Zustand freilich sind die Wandungen der Zellen ganz oder theilweise mit Wasser gesättigt und so hat in physiologischer Hinsicht der Gasverkehr durch imbibirte Wandungen die hervorragendste Bedeutung. Zu diesen zählen auch Kork oder Cuticula, welche um so weniger

---

1) Moll, Unters. über Tropfenausscheidung und Injection d. Blätter 1880, p. 71; (Separatab. aus Verslagen en Mededeelingen d. Akademie d. Wissenschaften zu Amsterdam). Einiges ferner bei Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 167.

2) Berthold, Mittheil. a. d. Zoolog. Station in Neapel 1882, Bd. III, p. 431. Ueber Gasvacuolen siehe § 22.

3) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1854, Bd. 12, p. 367. — Ausserdem siehe z. B. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung d. Laubblätter 1883, p. 18; Aubert, Revue générale de Botanique 1892, Bd. IV, p. 276.

4) Bestimmungen u. a. bei Sachs, Ueber d. Porosität d. Tannenholzes 1877, p. 10; Dufour, Arbeit d. Würzburg. Instituts 1884, Bd. 3, p. 37; Pappenheim, Bot. Centralblatt 1892, Bd. 49, p. 36.

Wasser aufnehmen, je vollständiger sie mit wachsartigen u. s. w. Körpern durchtränkt sind (§ 21).

Mit dem Wasserverlust wird der Regel nach der Gasaustausch erschwert. Die ausgetrockneten Cellulosewandungen fand Wiesner sogar ganz undurchlässig, während er für trockene cuticularisirte, verkorkte und verholzte Wandungen nur eine sehr starke Herabminderung der Permeabilität beobachtete[1]). Offenbar handelt es sich aber nie um eine absolute, sondern nur um eine zum Theil sehr weitgehende Depression der Durchlässigkeit, wie schon daraus hervorgeht, dass auch in Parenchymzellen mit Cellulosewandung die mit dem Austrocknen entstehende negative Gasspannung nach einiger Zeit verschwindet. Demgemäss schliessen sich die Erfahrungen Wiesner's ungezwungen an die von Lietzmann[2]) erhaltenen Resultate an, die für die benutzten Versuchsobjecte und Versuchsbedingungen, auch für Cellulosehäute, nur eine starke Herabsetzung der Durchlässigkeit ergaben.

Auf das gegentheilige Resultat älterer Untersuchungen[3]) ist kein Gewicht zu legen, da der abweichende Erfolg vielleicht durch Bildung feiner Risse oder durch andere Ursachen herbeigeführt wurde. Immerhin ist es möglich, dass in der That die Wandungen specifische Differenzen bieten, oder dass wenigstens unter den gebotenen Verhältnissen die Durchlässigkeit durch Rissbildung oder durch andere Ursachen gesteigert wird, sowie auch eine Gelatineschicht beim Austrocknen unter bestimmten Bedingungen Risse erhält und ferner sich anders verhält, wenn sie nach dem Fixiren mit Alkohol getrocknet wird. Jedoch werden erst kritische Studien zu entscheiden haben, ob wirklich, wie es verschiedene Forscher angeben, die Wandung der Tracheen mit dem Austrocknen durchlässiger für Gase wird[4]).

Dem Wesen nach verhält sich also die Zellhaut wie Leimgallerte, deren Durchlässigkeit für Gase mit dem Austrocknen mehr und mehr herabgemindert wird, während in der nicht quellenden Gypsplatte mit dem Wasserverlust Poren trocken gelegt werden, durch welche die Gase nunmehr durch freie Diffusion oder Massenströmung leichter ihren Weg finden. Offenbar ist die Imbibition mit Fettstoffen die Ursache, dass die Durchlässigkeit der Cuticula und des Korkes mit dem Austrocknen nicht so weit zurückgeht; dagegen ist noch nicht ermittelt, wodurch die verholzte Wand ähnliche Eigenschaften gewinnt.

Ausser in den Borkeschichten kommen für die lebensthätige Pflanze kaum ausgetrocknete Wandungen in Betracht. Denn wenn auch die Zellwände sich nicht immer im Zustande der maximalen Sättigung befinden, so dürfte bei Beginn des Welkens der Wassergehalt (Quellungszustand) sogar in den Wandungen der luftführenden Gefässe nicht genügend herabgedrückt sein, um einen erheblichen Einfluss auf den diosmotischen Gasverkehr auszuüben (vgl. § 12 u. Kap. VI). Auch muss es fraglich erscheinen, ob ein solcher Einfluss in der

---

1) Wiesner u. Molisch, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1889, Bd. 98, Abth. I, p. 712.

2) Lietzmann, Flora 1887, p. 339.

3) Von der bei Lietzmann u. bei Wiesner nachzusehenden Lit. sei hier angeführt: Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 287 u. 1874, V. Ser., Bd. 19, p. 138; N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 175.

4) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 38 d. Separatabz.; Drude, Studien über d. Conservirungsmethode des Holzes 1889; Strasburger, Ueber Bau u. Vorrichtungen d. Leitungsbahnen 1891, p. 711.

lebenden Epidermis dadurch einige Bedeutung gewinnt, dass der Wassergehalt in den an sich wasserarmen Cuticularschichten bei sehr lebhafter Transspiration zeitweilig stark reducirt wird. Immerhin dürften solche Beziehungen (gelegentlich wohl auch das Eintrocknen von Schleimhüllen) eher von einigem Belang für die Regulation der Transspiration, als für den Gasaustausch werden. Indess ist die Ausgabe von Wasserdampf und Gasen durch die Borke, soweit nicht offene Poren wirksam sind, nur gering, und wie Moose u. s. w. lehren, vermag (ohne den Schutz durch Kork und Cuticula) der abnehmende Wassergehalt der Wandungen unter den natürlichen Bedingungen das völlige Austrocknen nicht zu verhindern.

Die imbibirten Wandungen, die wir nunmehr allein in das Auge fassen, müssen sich also, ebenso wie Leimgallerte, wie eine festgelegte Wasserschicht verhalten und analoges gilt für den Fall, dass das Wasser ganz oder theilweise durch Fettmassen ersetzt wird. Demgemäss können (analog wie durch Kautschuk) nur Gase passiren, die sich in der imbibirenden Flüssigkeit, bezw. in der Wandsubstanz lösen. Für diesen diosmotischen Durchgang, sowie für die positiven oder negativen (osmotischen) Druckwirkungen, welche auf diese Weise in der in einer Zelle abgeschlossenen Gasmasse zu Stande kommen, gelten demgemäss durchaus die für die gelösten Körper entwickelten Grundzüge (Kap. IV).

Somit muss jede einseitige Zunahme der Dichte eines Gases durch Steigerung der Absorption (Lösung) in der Wandsubstanz in einem analogen Sinne wirken, wie die Steigerung der Concentration einer wässerigen Lösung. Das gilt natürlich ebenso, wenn der Partiärdruck des Gases durch mechanische Compression erhöht wird, nur muss in diesem Falle der mechanischen Druckspannung (analog wie bei der Turgorspannung) in einer den obwaltenden Verhältnissen angemessenen Weise Rechnung getragen werden. Jedoch ist ohne weiteres klar, dass andere Gaswege durch die in Frage kommenden mechanischen Druckwirkungen nicht eröffnet werden, dass insbesondere auch nicht durch Austreiben der imbibirenden Flüssigkeit offene Gaswege erzwungen werden. Sofern aber ein Gas diosmirt, muss nothwendig ein Durchgang ebensowohl eintreten, wenn die einseitige Erhöhung des Partiärdruckes (der Dichte) durch eine entsprechende Gasmischung, oder durch Compression hergestellt wird [1]). Bei genügend schnellem Durchgang kann es natürlich auch auf diosmotischem Wege zu einer Ausscheidung von Gasblasen auf der anderen, von Wasser umspülten Membranseite, bezw. zu Gasströmen durch die imbibirte Membran kommen.

In der That lehren alle Erfahrungen, dass durch die mit Wasser imbibirten Zellhäute die im Wasser leichter lösliche Kohlensäure viel schneller als der Sauerstoff, dieser aber wieder schneller als der minder lösliche Stickstoff wandert. Auch wird z. B. durch das Collabiren einer mit Kohlensäure gefüllten feuchten Thierblase in der Luft in anschaulicher Weise die schnellere Passage der Kohlen-

1) Wenn Wiesner dem entgegen, wie es nach seiner Darstellung (l. c.) scheinen muss, wirklich einen Unterschied zwischen dem Partiärdruck durch Gasmischung und durch mechanischen Druck macht, so befindet er sich in einem Irrthum. Doch kann es sich ereignen, dass die Steigerung d. Partiärdrucks durch mechanische Compression nicht ausreicht, um einen in der Versuchsanstellung merklich werdenden Gasdurchgang herbeizuführen.

säure demonstrirt. Die Untersuchungen Devaux's[1], in welchen freilich ganze Zelllagen lebender Wasserpflanzen zu durchwandern waren, ergaben geradezu eine gleiche Durchgangsschnelligkeit, wie für Wasserlamellen und aller Voraussicht nach wird das gleiche ebenso für stärker quellende und mit Wasser gesättigte Membranen gelten.

Da aber die Imbibitionsflüssigkeit die relative Durchgangsschnelligkeit beeinflusst, so wird sich für diese wohl in Bezug auf die reichlich mit Wachs imprägnirte Cuticula ein etwas anderes Verhältniss ergeben. Gestatten die vorliegenden Untersuchungen[2] in dieser Hinsicht keine bestimmte Entscheidung, so geht doch aus denselben hervor, dass auch durch eine solche Cuticula, übrigens auch durch eine Kautschuklamelle, ebenfalls die Kohlensäure schneller als der Sauerstoff und dieser schneller als der Stickstoff wandert[3].

Durch die Imprägnirung der Cuticula (ebenso des Korks) wird aber die Durchlässigkeit für Gase sehr herabgedrückt und so lässt im allgemeinen eine Cuticula (vgl. § 21) um so langsamer Gase passiren, je ansehnlicher durch die Imprägnirung die Abgabe von Wasserdampf gehemmt ist. Es walten hier analoge Verhältnisse wie bei dem Imprägniren eines Papierstückes mit Fett und, trotz des Mangels exacter vergleichender Studien, ist gewiss, dass auch in der Cuticula die Wegsamkeit für Gase in etwas geringerem Grade abnimmt, als die für Wasser. Denkbar ist sogar, dass auf solche Weise eine völlige Undurchlässigkeit für Wasserdampf erreicht wird, während, wie auch durch eine Kautschukhaut, Gase noch erheblich passiren.

Jedenfalls ist es von hoher Bedeutung, dass sogar durch eine stark entwickelte Cuticula in zureichender Weise Sauerstoff zugeführt wird oder zugeführt werden kann (§ 29). Dass dieses geschieht, wird u. a. dadurch angezeigt, dass in den Haaren von Tradescantia, Momordica, Urtica u. s. w. die von der Athmung abhängige Protoplasmaströmung voll fortdauert, wenn nach der Einbettung der Schnittfläche in Vaselin aller Gasaustausch durch die Cuticula gehen muss. Unter solchen Bedingungen wird vielfach auch die Athmungsthätigkeit der Blätter nicht gehemmt, doch reicht nach Verschluss der spaltöffnungsführenden Seite mit Vaselin bei manchen Pflanzen die Sauerstoffzufuhr nicht mehr zur Aufrechthaltung der vollen Athmungsthätigkeit aus und einen solchen Erfolg wird die völlige Absperrung durch den so wenig durchlässigen Kork[4]) wohl immer haben.

Der geringe Kohlensäuregehalt der Luft macht es begreiflich, dass schon bei mässiger Cuticularisirung nach Schluss der Spaltöffnungen in dem beleuchteten Blatte sehr gewöhnlich die Stärkebildung unterbleibt (§ 57). Die Stärke entsteht aber unter solchen Umständen öfters dann, wenn der Kohlensäuregehalt der umgebenden Luft auf 20—40 Proc. erhöht wird und in einer solchen Atmo-

---

1) Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1889, VII. sér., Bd. 9, p. 63.

2) Wiesner 1879, l. c., p. 704; Mangin 1887, Bd. 104, p. 1809; N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 169; Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. Ser., Bd. 19, p. 138.

3) Vgl. Winkelmann, Physik 1891, Bd. I, p. 657; Kayser, Annal. d. Physik u. Chemie 1891, Bd. 43, p. 544.

4) Ueber Permeabilität des Korkes f. Gase vgl. Lietzmann, Flora 1887, p. 376; Wiesner u. Molisch, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1889, Bd. 98, Abth. I, p. 678; Wiesner, ebenda 1879, Bd. 79, Abth. I. p. 4 d. Separatabd.

sphäre wurde auch in directen Versuchen von Blackmann[1]) ein nicht unbedeutender Durchgang von Kohlensäure durch eine dicke Cuticula (Blätter von Nerium Oleander, Prunus laurocerasus) beobachtet. Diese lässt ebenfalls Kohlensäure nach aussen passiren, wenn durch Ueberziehen der spaltöffnungsführenden Seite mit Vaselin im Inneren eine gewisse Anhäufung der durch Athmung producirten Kohlensäure herbeigeführt ist, während zuvor fast die gesammte Kohlensäure ihren Weg durch die Spaltöffnungen nahm. Aus alledem und insbesondere aus dem reichlichen Gewinn von Kohlensäure in dem assimilirenden Blatte, sofern die Luft durch Stomata ihren Weg in das Innere findet, geht zugleich hervor, dass die an die Intercellularen grenzenden Zellwände für Gase leicht permeabel sind.

Nicht minder lassen die für Wasser leicht durchlässigen cuticularisirten Wandungen submerser Pflanzen Gase leicht passiren und der von der Kohlensäurezersetzung abhängige Blasenstrom (§ 32) demonstrirt direct, dass dieses Gas auch in einem kohlensäurearmen Wasser[2]) in reichlicher Menge seinen Weg durch die Wandungen findet. Diese relativ leichte Permeabilität für Gase ergiebt sich ferner aus den schon erwähnten Versuchen von Devaux, in denen die Ursache der Aufnahme durch Evacuation der Intercellularluft veranlasst wurde. Nach den früheren Auseinandersetzungen kann es ferner nicht überraschen, dass ein ähnliches Resultat erhalten wurde, gleichviel ob die Pflanzen von Wasser oder von dampfgesättigter Luft umspült waren[3]).

Natürlich bieten sich unter Umständen in den Pflanzen besondere Combinationen, die sich indess unschwer aus den erörteten Principien ableiten lassen. So bringt es z. B. der Bau von Epidermiswandungen mit sich, dass zunächst das Cuticulahäutchen und darauf weniger oder gar nicht cuticularisirte Wandschichten zu durchwandern sind. Auch hat z. B. die Temperatur einigen Einfluss, der übrigens nach Mangin[4]) nicht allzuhoch ausfällt.

Nomenclatur. Im Anschluss an die osmotischen Vorgänge in Lösungen haben wir auch die Wanderung gelöster Gastheilchen durch Wandungen als Diosmose bezeichnet. Bewegt sich aber das Gas in Gasform durch Poren und

1) Blackmann, Philosophic. transactions 1895, Bd. 186, p. 556; Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 161. — Damit erklärt sich auch, dass z. B. Boussingault (Agron., Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 375) u. a. in kohlensäurereichen Gasgemischen, auch nach Verschluss der Spalten durch Fett, noch ansehnliche Kohlensäurezersetzung am Licht fanden. Vgl. auch Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III. Ser., Bd. 13, p. 343.

2) In Folge der verschiedenen Absorptionsfähigkeit enthält das bei 15 C. gesättigte Wasser Gase in folgender procentischer Zusammensetzung: 63,8 N; 34,0 O; 2,2 CO_2, während die darüberstehende Luft besteht aus 21 O; 79 N; 0,04 CO_2. Dabei enthält 1 Liter Wasser bei 5° C. ungefähr 21,5; bei 20° C. ungefähr 16,7 ccm Gase. — Uebrigens ist das Wasser öfters nicht völlig mit Gasen gesättigt und in einiger Tiefe ist im Meere nicht selten nur 2/3 oder 1/2 der zur Sättigung nöthigen Sauerstoffmenge enthalten. Vgl. Bunsen, Gasometrische Methoden 1877; Zacharias, Die Thier- und Pflanzenwelt d. Süsswassers 1981, p. 15; Devaux, l. c., p. 53; Göbel, Pflanzenbiol. Stud. 1893, 2 Th., p. 248; Hüfner, Archiv f. Anatom. u. Physiol., Physiol. Abth. 1897, p. 115.

3) Der schnelleren Fortführung des Austretenden halber dürfte der Gasaustausch gegen Luft etwas schneller von statten gehen. Vgl. z. B. Wiesner 1889, l. c., p. 705.

4) Mangin, Compt. rend. 1887, Bd. 104, p. 1811; Barthélemy (Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. Ser., Bd. 9, p. 287) fand freilich eine höhere Beeinflussung.

Oeffnungen einer Scheidewand (Effusion und Diffusion Graham's), so reden wir, abweichend von Graham[1]), von Filtration, sofern durch einseitige Compression eine Massenströmung des Gases durch die Poren verursacht wird, dagegen von Gasdiffusion (Interdiffusion), wenn die Bewegungen nur die Folge der ungleichen Zusammensetzung zu beiden Seiten der Scheidewand sind. Handelt es sich bei der Filtration, wie in den Intercellularen, um einen längeren Weg in engen Kanälen, so mag das als Capillarströmung (Transspiration Graham's) bezeichnet werden.

Bei Filtration und Gasdiffusion, die für den Austausch durch Spaltöffnungen, Lenticellen u. s. w. in Betracht kommen, verhält sich die Durchgangsschnelligkeit umgekehrt wie die Quadratwurzel aus der Dichte. Die schnell diosmirende Kohlensäure bewegt sich also langsamer als Sauerstoff oder Stickstoff. Diese Beziehungen werden natürlich um so ansehnlicher verwischt, je mehr eine Beeinflussung durch die Scheidewand in den Vordergrund tritt und in Bezug auf diesen werden wir, ebenso wie bei Lösungen, von Diosmose reden, gleichviel ob es sich bei dem Durchgang um einfache Lösung, um chemische Bindung oder um andere Beeinflussungen dreht. Ohnehin wird nach Exner's Studien schon der Durchgang durch eine Wasserlamelle durch $\frac{C}{\sqrt{d}}$ ausgedrückt, wo C den Absorptionscoefficienten und d die Dichte des Gases bezeichnet[2]). Aus dem Zusammenwirken dieser Factoren (der Absorption und der Gasdiffusion) ergiebt sich, dass der weniger lösliche Wasserstoff schneller passirt, als der schwerere Sauerstoff, ein Verhältniss, das übrigens Devaux[3]) auch bei der Wanderung durch turgescente Zellschichten annähernd bestätigt fand. Natürlich können sich Diffusion, resp. Filtration, außerdem noch in verschiedener Weise combiniren. Ferner ist wohl zu verstehen, dass bei der Durchströmung von Capillaren nicht genau die für starre Capillarröhren geltenden Beziehungen gefunden werden[4]), da u. a. in Geweben mit dem Drucke die Dimensionen und überhaupt die Wegsamkeit der Capillaren Modificationen erfahren.

Methodisches. Auf die einzelnen Versuche und Versuchsanstellungen kann nicht näher eingegangen werden. Theilweise wurden abgezogene spaltöffnungsfreie Oberhäute (N. J. C. Müller, Lietzmann, Mangin), theilweise ganze Blätter (Wiesner, Blackmann u. s. w.) benutzt. Nachdem die Objecte mittelst eines Kittes oder mittelst Verschraubung auf ein Rohr befestigt waren, wurde eine Druckdifferenz durch Evacuation oder Compression der Luft hergestellt oder einseitig ein anderes Gas zugeleitet. Entweder wurde dann nur durch Niveauänderungen u. s. w. die Schnelligkeit des Durchganges bestimmt oder auch die Zusammensetzung des hindurchgegangenen Gases ermittelt. Um eine Zerreissung durch Druck zu vermeiden, benutzte z. B. Müller eine Gypsplatte als Widerlage, während Lietzmann und Wiesner dieses Ziel durch Anwendung kleiner Flächenstücke erreichten. Uebrigens wurde bei Verwendung

---

1) Graham, Annal. d. Physik u. Chemie 1863, Bd. 120, p. 418. — Uebrigens kann in Bezug auf diese physikal. Verhältnisse auf die physikal. Lehrb. hingewiesen werden, z. B. Winkelmann, Handb. d. Physik 1891, Bd. I, p. 640; Reis, Lehrb. d. Physik 1893, 8. Aufl., p. 235.

2) Vgl. Winkelmann, l. c., p. 651 u. die dort citirte Lit. Für Kautschuk wurden analoge Verhältnisse gefunden.

3) Devaux, Annal. der scienc. naturell. 1889, VII. Ser., Bd. 9, p. 95. Ebenso Wiesner u. Molisch, l. c., p. 713.

4) Wiesner u. Molisch, l. c., p. 707.

einer abgezogenen Epidermis die diosmotische Durchwanderung einer Zellschicht beobachtet, also eine analoge Versuchsbedingung geschaffen, wie bei Benutzung des einschichtigen Blattes eines Mooses (Mnium) oder auch des Blattes von Epheu u. s. w., da in diesem die Gase durch die Spaltöffnungen und Intercellularen leicht bis zu der spaltöffnungsfreien Epidermis der Oberseite gelangen. Gelegentlich ist schon bemerkt, dass in gewissen Versuchsanstellungen die Spaltöffnungen durch einen Ueberzug von Fett (Garreau, Boussingault, Stahl, Blackmann) oder von Leimgallerte (Mangin) unwegsam gemacht waren.



Fig. 19.

In seinen Versuchen mit submersen Wasserpflanzen (Elodea, Ceratophyllum u. s. w.) wandte Devaux die aus Fig. 19 ersichtliche Zusammenstellung an. Die Pflanze war mit Hilfe von Leimgallerte g so in den Trichter eingesetzt, dass durch Evacuation bei r die Gase gewonnen wurden, die durch die Oberhaut eingetreten waren und ihren Weg durch das Durchlüftungssystem bis zu der Schnittfläche s des Stengels genommen hatten. Inwieweit dabei der Fehler vermeidbar ist, der durch die zu Beginn in der Pflanze vorhandenen Gase und durch die Athmungsthätigkeit veranlasst wird, ist bei Devaux nachzusehen.

§ 31. Die Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems.

Im Anschluss an die bisherigen Betrachtungen über die Mittel und Wege des Gasaustausches sollen nunmehr die offenen Ausführungsgänge des intercellularen Durchlüftungssystems etwas näher ins Auge gefasst werden. Als solche functioniren, abgesehen von zufälligen Rissen in den peripherischen Gewebeschichten, in der Epidermis die Spaltöffnungen und in den Peridermschichten intercellulare Gänge (Porenkork, Lenticellen), die beide bekanntlich nicht bei allen Pflanzen gefunden werden. Vielmehr sind solche Einführungsgänge im allgemeinen nur da nothwendig und zu finden, wo der Gasaustausch durch schwieriger permeable Wände erschwert ist, welche ihrerseits unentbehrlich sind, um für die Pflanze den genügenden Transspirationsschutz zu gewinnen (§ 27, 29).

In den Peridermen pflegen nach Klebahn[1]) sehr gewöhnlich intercellulare Luftgänge, wenn auch oft in sehr geringer Entwickelung aufzutreten und bei localisirter Entwickelung des Porenkorks wird die Gestaltung der Lenticellen hergestellt, die an Stämmen, Zweigen, aber auch an Wurzeln verbreitet sind. Waren zuvor Spaltöffnungen vorhanden, so kommen sehr gewöhnlich unterhalb dieser die Lenticellen zur Entwickelung, so dass das intercellulare Durchlüftungssystem an der gleichen Stelle mit einem Ausführungsgang versehen bleibt.

Spaltöffnungen kommen bekanntlich fast nur an den in die Luft ragenden Theilen der Gefässpflanzen vor und bei diesen sind vorwiegend die chlorophyll-

1) Klebahn, Die Rindenporen 1884. (Separat. a. d. Jenaischen Zeitschr f. Naturwiss. Bd. X). Ueber d. Lenticellen siehe z. B. de Bary, Anatom. 1877, p. 575; Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. 1896, II. Aufl., p. 407. Ueber den Porenkork d. Athmungswurzeln siehe die in § 29 cit. Lit. (A. Weisse, Bericht d. botan. Gesellsch. 1897, p. 303).

führenden Organe, also namentlich die Blätter am reichlichsten mit diesen die Epidermis durchsetzenden Ausführungsgängen ausgestattet[1]). Es steht das offenbar damit im Zusammenhang, dass die Stomata wesentlich auf die Gewinnung der nur spärlich in der Luft vorhandenen Kohlensäure berechnet sind, die, wie schon betont wurde, mit Schluss der Spalten sehr gewöhnlich nicht mehr in zureichender Menge zugeführt wird, während auch dann zumeist noch eine genügende Menge von Sauerstoff in das Innere gelangt. Dem entsprechend pflegen Spaltöffnungen an chlorophyllarmen und chlorophyllfreien Organen spärlich vorhanden zu sein oder zu fehlen[2]). Doch ist das Vorkommen von Spaltöffnungen offenbar vortheilhaft, wenn mit einer ansehnlichen Flächenentwickelung (wie z. Th. bei Blumenblättern) mit Rücksicht auf einen zureichenden Transspirationsschutz eine schwer durchlässige Cuticula entwickelt ist.

Ein näheres Eingehen auf Vorkommen und Verbreitung der Spaltöffnungen ist für uns nicht geboten[3]). Uebrigens ist allgemein bekannt, dass bei Blättern häufig die eine Seite, nicht selten die Unterseite, reichlicher oder allein mit Spaltöffnungen ausgestattet ist. In jedem Falle aber ist durch die ausgezeichnete Ausbildung des Intercellularsystems dafür gesorgt, dass die Kohlensäure auch den chlorophyllreicheren Zellen der Oberseite gut zugeführt wird. Wie wirksam die an sich kleinen Spaltöffnungen vermöge ihrer grossen Zahl für den Gasverkehr sind, das geht daraus hervor, dass häufig mit dem Schluss dieser Einführungswege die Kohlensäureassimilation fast ganz sistirt wird.

Die Gestaltung und das Vorkommen der Ausführungsgänge weist unmittelbar darauf hin, dass sie zu Durchlüftungszwecken bestimmt sind. Demgemäss fehlen die Spaltöffnungen gewöhnlich den submersen Pflanzen und den normaler Weise unter Wasser bleibenden Pflanzentheilen[4]), während dieselben an den aus dem Wasser hervortretenden Theilen, auch auf der Oberseite der Schwimmblätter, so reichlich vorkommen wie an Landpflanzen. Ferner ist durch die Ableitung von Wasser und durch andere Einrichtungen im allgemeinen dafür gesorgt, dass die Spaltöffnungen nicht so leicht durch die capillare Aufsaugung von Wasser unwegsam werden[5]). Eine solche Verstopfung pflegt thatsächlich unter normalen Verhältnissen durch Regen und Thau, selbst durch vorübergehendes Eintauchen in Wasser nicht herbeigeführt zu werden.

Ebenso wie gewisse Intercellularräume speciellen Zwecken, z. B. der

---

1) Bei Laubmoosen finden sich Spaltöffnungen nur an d. Kapsel. Ueber d. Entwickelung d. abweichend gestalteten Spaltöffnungen der Marchantiaceen vgl. Leitgeb, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1880, Bd. 81, Abth. I, p. 40.

2) Johow, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 506. Ueber Vorkommen an unterirdischen Organen, Hohnfeldt, Bot. Jahresb. 1880, Bd. I, p. 48; Kohl, Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 26.

3) Allgemeines u. a. bei de Bary, Anatom. 1877; Haberlandt, l. c.; Tschirch, Pflanzenanatom. 1889, p. 431. Ausserdem A. Weiss, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1890, Bd. 99, Abth. I, p. 307; Wagner, ebenda 1892, Bd. 101, Abth. I, p. 513.

4) Lit. bei Kohl, Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 26; Sauvaugeau, Compt. rend. 1890, Bd. 111, p. 313; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, Thl. 2, p. 240.

5) Vgl. z. B. Tschirch, Anatom. 1889, p. 438; Volkens, Bericht d. Bot. Gesellschaft 1890, p. 120; Kerner, Pflanzenleben 1887, p. 266. Ueber Ableitung d. Wassers siehe § 27 u. d. dort cit. Lit.

Aufnahme von Secreten dienen, sind auch die Spaltöffnungen in einzelnen Fällen der gewöhnlichen Function entfremdet. So dienen die Wasserspalten[1]) der Ausscheidung von Wasser und wässerigen Lösungen und die vereinzelten Spaltöffnungen submerser Pflanzen haben ihre Bedeutung als Gaswege verloren. Auch mögen manche Spaltöffnungen es nicht zu völliger Entwickelung oder bis zum Oeffnen bringen oder frühzeitig[2]) sich für immer schliesen[3]). Ein solcher Schluss wird hier und da durch harzartige Massen (an Coniferenblättern)[4]) hergestellt und das dadurch erzielte Festhaften von Russtheilchen ist offenbar einer der Gründe, die das Gedeihen der Coniferen in Städten und in der Nähe von Fabriken in hohem Grade beeinträchtigen.

Die Oeffnungsweite der Stomata ist nach äusseren Verhältnissen veränderlich. Besonders wichtig ist, dass wie theilweise schon Amici, besonders aber Mohl[5]) feststellte, die Spalten sich der Regel nach mit abnehmender Turgescenz verengen und entweder schon vor merklichem oder erst nach deutlichem Welken völlig schliessen. Denn damit wird der Wasserverlust in mehr oder minder weitgehender Weise eingeengt und, freilich auf Kosten der Kohlensäurezersetzung, ein tödtliches Austrocknen thunlichst vermieden. Ueberhaupt ist, wie schon betont wurde, die Ausbildung der Cuticula und die regulatorische Thätigkeit des Spaltöffnungsapparates in erster Linie auf die Conservirung des Wassergehaltes berechnet und mit Rücksicht auf dieses Ziel sind demgemäss die besonderen Einrichtungen und Gestaltungen zu beurtheilen (vgl. § 38).

Es kann natürlich nicht Wunder nehmen, dass sich, abgesehen von den Wasserspalten und den absonderlichen Spaltöffnungen der Marchantieen, in einzelnen Fällen die Stomata mit dem Welken nicht oder nur unvollkommen schliessen. So verhalten sich nach de Bary[6]) die Spaltöffnungen auf den Blättern von Kaulfussia, nach Schwendener[7]) die von Cynosurus echinatus und einigen anderen Gräsern. Hat sich die Annahme Schwendener's[8]), nach der die sich nicht schliessenden Spaltöffnungen bei Wasserpflanzen die Regel sein sollen, nicht gerade allgemein bestätigt, so fand doch auch Stahl[9]), dass vielfach bei Pflanzen nasser Standorte (Alisma plantago, Acorus cala-

---

1) De Bary, Anatom. 1887, p. 54.

2) Die Angaben von Czech (Bot. Zeitg. 1869, p. 805) sind nach Schwendener (Monatsb. d. Berl. Akad. 1881, p. 866) freilich nicht zutreffend. Siehe ausserdem Kohl, Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 27. — Ueber Schluss durch Zellwucherungen siehe Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1888, Bd. 97, Abth. I, p. 298.

3) Nach Stahl (Bot. Zeitg. 1894, p. 126) sind im Winter die Spalten verschiedener immergrüner Gewächse geschlossen. Ebenso erfolgt häufig Schluss beim herbstlichen Entfärben.

4) Thomas, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 28; Wilhelm, Berichte der Bot. Gesellsch. 1883, p. 325.

5) Mohl, Bot. Ztg. 1856, p. 697. — Bestätigungen bei Leitgeb, Mitthlg. d. Bot. Instituts in Graz 1886, p. 125; Schwendener, Monatsb. d. Berliner Akademie 1881, p. 833 u. s. w.

6) De Bary, Anatomie 1877, p. 58.

7) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1889, p. 69.

8) Siehe Kohl, Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 25; Haberlandt, Flora 1887, p. 100; Schaefer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 196.

9) Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 123.

mus u. s. w.) die Spaltöffnungen beim Welken der Blätter offen bleiben, eine Eigenschaft die vielen, einen nassen Boden liebenden Holzpflanzen (Salix, Alnus) zukommt. Ebenso sollen nach Stahl[1]) gewisse Pflanzen die Spalten beim Welken nicht schliessen.

Die Variation der Spaltweite hängt von der Turgorspannung ab, wie Mohl in einer classischen Arbeit sicher stellte, in der er auch nachwies (l. c. p. 702), dass dementsprechend die in Wasser geöffneten Spalten durch die plasmolytische Wirkung von Zuckerlösung zum Schluss gebracht werden. Verdanken wir die nähere Aufhellung dieser durch die Turgorenergie betriebenen Bewegungen und Formänderungen der Schliesszellen erst Schwendener und den an diesen sich anschliessenden Studien, so wurde doch schon von Mohl festgestellt, dass im isolirten Schliesszellapparat die Vermehrung der Turgorspannung die Spaltweite vergrössert, die Abnahme des Turgors aber endlich zum Schlusse des Spaltes führt. Aus solchen Versuchen, in denen nöthigenfalls an isolirten Epidermisstückchen alle Zellen bis auf die Schliesszellen geöffnet waren, ergab sich ferner, dass die antagonistischen Wirkungen der übrigen Zellen die Eigenbestrebungen der Schliesszellen in mehr oder minder hohem Grade, unter Umständen so weitgehend beeinflussen, dass anstatt der angestrebten Erweiterung als Resultante sogar ein Schluss der Spalte erzielt wird.

Während Schwendener (l. c. 1881, p. 853), Haberlandt (l. c.), Schäfer (l. c., p. 204) einen Einfluss der umgebenden Zellen zwar anerkennen, aber nicht hoch anschlagen, kamen Mohl (l. c.) und ebenso Leitgeb für concrete Fälle zu einem anderem Resultate. Denn beide sahen mit dem Ausscheiden der umgebenden Epidermiszellen sich die Stomata grösserer Pflanzen erheblich weiter öffnen und unter solchen Bedingungen trat Oeffnen auch bei denjenigen Spaltöffnungen ein, die sich beim Eintauchen der Blätter in Wasser ganz oder theilweise geschlossen hatten. Ein solches Schliessen wurde schon von Mohl[2]) bei verschiedenen Gräsern, ferner bei Amaryllis formosissima beobachtet, während bei den einheimischen Orchideen und einigen anderen Pflanzen das Benetzen mit Wasser gerade umgekehrt eine Erweiterung der Spalte herbeiführte. Bei dem gleichsinnigen Verhalten der isolirten Schliesszellen kann es sich in allen diesen Erfolgen nur um die aus dem Gewebeverband entspringenden Gegenwirkungen handeln, die, wie auch schon Mohl fand, sich oft nur in einem geringen Grade bemerklich machen. Damit werden die übrigens nur in quantitativer Hinsicht abweichenden Resultate verschiedener Forscher um so mehr verständlich, als augenscheinlich schon die vorausgegangenen Kulturbedingungen und andere Umstände Einfluss auf den Erfolg haben können. Aus der ungleich schnellen Wasseraufnahme in die verschiedenen Zellen erklärt sich ferner leicht, dass sich, wie Mohl fand, beim Einbringen eines welken Blattes von Amaryllis formosissima in Wasser die geschlossenen Poren zunächst erweitern, um sich in etwa 5 Minuten, nachdem die maximale Oeffnungsweite erreicht ist, wieder zu verengen und endlich ganz zu schliessen. Es ist auch noch zu entscheiden, ob es auf einem Antagonismus oder auf anderen Umständen beruht, dass sich nach Stahl[3]) die Spaltöffnungen an den gewelkten Blättern einiger

1) Stahl, l. c., p. 137.

2) Mohl, l. c., Bestätigungen bei Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1857, Bd. 25, p. 468; N. J. C. Müller, Jahrb. für wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 75; Leitgeb, Mittheil. d. Bot. Instituts in Graz 1886, p. 125 u. s. w.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 121.

Pflanzen in dampfgesättigter Luft offen halten, obgleich bei Transspiration guter Schluss erfolgt.

Nach den vorliegenden Untersuchungen kommt vorwiegend der Antagonismus zwischen Epidermis und Schliesszellen in Betracht, doch kann es nicht Wunder nehmen, dass in manchen Fällen augenscheinlich auch ein Einfluss aus dem Verband der Oberhaut mit den übrigen Geweben entspringt (vgl. z. B. Mohl l. c., p. 703, 717). Dabei dürften nach Benecke[1]) die Nebenzellen, wo solche vorhanden, die Aufgabe haben, den Einfluss der Druck- und Zugwirkungen auf den Spaltöffnungsapparat abzuschwächen.

Oeffnungsmechanik der Schliesszellen. Das besagte Verhalten des isolirten Schliesszellapparates mit der Veränderung des Turgors ist natürlich durch die Form- und Bauverhältnisse jenes bedingt. War dies schon Mohl bekannt, so wurden die real obwaltenden Verhältnisse doch erst durch die ausgezeichneten Untersuchungen Schwendener's klar gelegt. Aus den Studien Schwendener's[2]) und seiner Schüler[3]) ergiebt sich übrigens, dass, wie es auch technisch möglich ist, zur Erzielung der Oeffnungsbewegung mit steigendem Turgor nicht überall dieselben Constructionen nutzbar gemacht sind. Wir müssen uns indess mit der Andeutung einiger Verhältnisse begnügen.

Vielleicht bei den meisten Pflanzen wird das Oeffnen der Hauptsache nach dadurch erreicht, dass in Folge der ungleichen Dehnbarkeit der Wandungen mit steigendem Turgor die Bauchseite (*d*, Fig. 20) sich weniger verlängert, als die Rückenseite (*e*). Aus analogem Grunde krümmt sich beim Einpressen von Luft ein Kautschukschlauch mit einseitig dickerer Wandung und bei geeigneter Vereinigung von Kautschukschläuchen hat man ein Modell[4]), das, wie die Schliesszellen der besagten Stomata, mit zunehmender Wandspannung ein Auseinanderweichen der bis dahin aneinander liegenden Schläuche, und damit ein Oeffnen des Porus demonstrirt. Die constructiven Bedingungen sind auch bei den Schliesszellen im allgemeinen durch stärkere Verdickung, d. h. durch eine ansehnlichere Querschnittsfläche der wirksamen Wandsubstanz erreicht. Das ist auch der Fall bei der in Fig. 20 dargestellten Spaltöffnung von Helleborus. Aus dieser Figur ist zugleich zu ersehen, in welcher Weise sich in diesem speciellen Falle mit dem Oeffnen die Querschnittsform der Schliesszellen ändert und wie zugleich der Hinterhof, nicht aber der Vorhof sich erweitert.

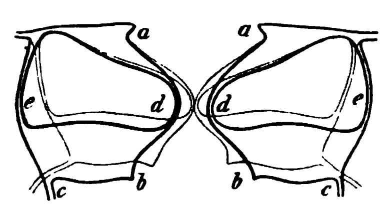


Fig. 20. Spaltöffnung von Helleborus spec. im offenen und geschlossenen Zustande. (Nach Schwendener.)

Bei Gramineen und Cyperaceen wird die Oeffnung erreicht, indem die dünnwandigen, miteinander zusammenhängenden Enden der Schliesszellen (*a* Fig. 21) bei zunehmendem Turgor die den Spalt begrenzenden sehr dickwandigen Mittelpartien (*b* in Fig. 21 *A* u. *B*) wie zwei starre Leisten auseinander rücken. Selbst die Spaltöffnungen der Kapseln ver-

---

1) Benecke, Bot. Ztg. 1892, p. 538.

2) Schwendener, Monatsb. d. Berl. Akad. 1881, p. 838; Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1889, p. 65 (Gramineen u. Cyperaceen).

3) Eine klare Zusammenfassung bei Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. 1896, II. Aufl., p. 396. — Ferner Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 461 (Moose u. Flora 1887, p. 106; Schäfer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 200.

4) Errera, Bullet. d. l'Académ. royale de Belgique 1888, Bd. 16, p. 458. — Andere Spaltöffnungsmodelle werden von Gasser in Graz angefertigt.

schiedener Laubmoose functioniren nicht nach einem einzigen Schema. Erwähnt mag nur sein, dass nach Haberlandt bei Mnium cuspidatum das Oeffnen erzielt wird, indem die in der Richtung *c—d* der Fig. 20 elliptisch gestreckten Schliesszellen mit Steigerung des Turgors sich abrunden, also in der Richtung *c—d* sich verkleinern. Weitere Besonderheiten sind in der citirten Litteratur, insbesondere bei Haberlandt und Schäfer zu finden.

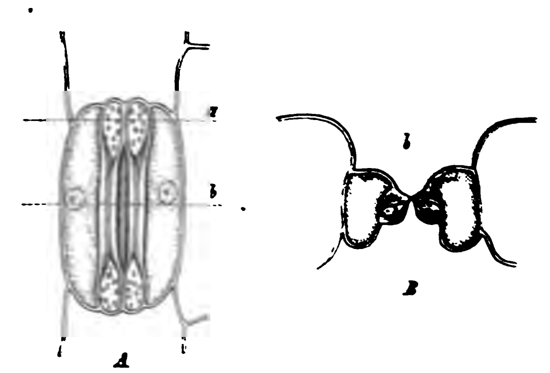


Fig. 21. Spaltöffnung von Avena sativa. *A* in Aufsicht. *B* Querschnitt in der Richtung von *b*. (300/1.)

Selbst bei principiell gleicher Mechanik treten im einzelnen verschiedene, theilweise nebensächliche Form- und Lagenänderungen ein und so kommt es z. B. bei vielen Stomata, die nach dem zuerst angedeuteten Schema arbeiten, nicht, wie bei Helleborus, zu einer Erweiterung der Hinterhofsspalte. In den Arbeiten von Schwendener u. s. w. finden sich übrigens auch verschiedene Beispiele für die antagonistischen Wirkungen der Epidermiszellen, doch ist zuweilen durch eine gelenkartige Verbindung für thunlichste Freiheit der Schliesszellen gesorgt.

Wenn die Wandungen der Bauchseite, da wo Contact eintritt, oft weniger verdickt sind, so ist dieses offenbar für einen sicheren Schluss nur vortheilhaft, während doch durch die anschliessende stark cuticularisirte und verdickte Wandung ein guter Transspirationsschutz hergestellt wird. Freilich muss verhütet sein, dass in Folge der Zartwandigkeit der Bauchwand mit steigendem Turgor ein zu starkes Hervorwölben und damit eine Compensation der anderweitigen Oeffnungsbestrebung eintritt. Die theilweise geringere Verdickung der Rückenwand ist aber offenbar für den Austausch mit den angrenzenden Zellen günstig.

Durch Beeinflussung des Turgors werden somit die äusseren Eingriffe mehr oder minder die Spaltweite verändern und bei der ungleichen Reactionsfähigkeit verschiedener Pflanzen und verschiedener Zellen ist ein stets gleichsinniger Erfolg gar nicht zu erwarten. Dem entsprechen auch die bei Beleuchtungswechsel gewonnenen Erfahrungen. Denn wenn, wie schon Mohl beobachtete, Belichtung sehr gewöhnlich auf Erweiterung, Verdunkelung auf Verengerung oder Schluss des Spaltes hinarbeiten[1]), so giebt es doch nach Leitgeb auch Pflanzen, deren Spalten sich gerade im Dunklen weiter öffnen. Als ein Object, dessen Spalten im Licht sich schnell weiter öffnen, werden von Kohl die Blätter von Trianea bogotensis genannt.

In weit geringerem Grade als Licht scheinen im allgemeinen Temperaturveränderungen zu wirken, die in den meisten Fällen überhaupt eine auffällige

1) Schwendener, Monatsb. der Berlin. Akad. 1881, p. 862; Kohl, Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 36; Leitgeb, Mittheil. des botan. Instituts zu Graz 1886, p. 137, 182; Schäfer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 196; Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 124. (Schellenberg, Bot. Ztg. 1896, p. 175.); Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 73.

Variation der Spaltweite nicht erzielten[1]). Doch werden von einigen Forschern[2]) für gewisse Pflanzen gleichsinnige Wirkungen wie für Licht angegeben. Für mechanische Erschütterungen[3]) ist bis dahin kein Erfolg bekannt und die von N. J. C. Müller (l. c. p. 96) beobachteten Schliessungsbewegungen durch Inductionsschläge werden nach Leitgeb (l. c. p. 144) durch Schädigung oder Tödtung des Spaltapparates veranlasst.

Im allgemeinen dürften diese und ähnliche Reactionen, die sich eben als Consequenz der specifischen Turgorverschiebungen ergeben, nicht gerade von höherer ökologischer Bedeutung sein. Immerhin mag die weitere Oeffnung der Spalte durch intensivere Beleuchtung einer turgescenten Pflanze einigen Vortheil in Bezug auf die Versorgung mit Kohlensäure gewähren. Andererseits ist der Spaltschluss in der Nacht oder auch durch Benetzen mit Wasser vielleicht von einigem Nutzen, um in gegebenen Fällen die capillare Verstopfung des Porus durch Wasser zu verhüten.

Vermöge der Reactionsfähigkeit ist die Spaltweite unter den normalen Vegetationsbedingungen unvermeidlich gewissen Schwankungen unterworfen. So lange aber durch die Wasserversorgung der volle Turgescenzzustand erhalten wird, dürften, in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen verschiedener Forscher[4]), die Spalten sehr gewöhnlich am Tage am weitesten geöffnet sein, sich jedoch in der Nacht nur mässig und zumeist nicht gänzlich schliessen.

Die Variation der Spaltweite durch Beleuchtung, Temperatur u. s. w. wird wohl zweifellos durch die Turgescenzänderungen erzielt, die Lichtstrahlen, Temperatur u. s. w. innerhalb der Zellen hervorrufen. In welchem Sinne die Beleuchtung den Turgor in unserem Falle modificirt, ist noch nicht verfolgt, doch ist anzunehmen, dass je nach Pflanzen und Umständen durch Verdunkelung sowohl eine Steigerung, als auch eine Verminderung des Turgors in den Schliesszellen und Epidermiszellen zur Geltung kommen kann. In einigen von Leitgeb (l. c. 175) untersuchten Fällen scheint die nächtliche Schliessungsbewegung der Spalten durch eine relativ ansehnlichere Turgorsteigerung in den Epidermiszellen verursacht zu werden. Oefters ist übrigens nach N. J. C. Müller (l. c. p. 80) und Schwendener (1889 l. c. p. 71) die Turgorkraft der Schliesszellen etwas ansehnlicher, als die der Epidermiszellen. Indess konnte ich zwischen beiden bei Amaryllis formosissima und Tradescantia discolor keinen Unterschied finden.

Der Turgor und die Turgorregulation sind in allen Fällen von dem vorhandenen und disponiblen Material abhängig und demgemäss wird der Gewinn organischer Substanz durch die assimilatorische Thätigkeit der Chlorophyllkörner von entscheidender Bedeutung für die Bewegung des Schliesszellapparates sein können. Jedoch sind die in diesem durch Beleuchtung veranlassten Bewegungen nicht allein von der Anhäufung der Assimilate abhängig, wie Mohl (l. c. p. 717) und Kohl (l. c. p. 39) annehmen, denn in den mit Nahrung versorgten Pflanzen wird die Erweiterung des Spaltes durch Licht auch in

1) Schwendener, l. c., p. 863; Kohl, l. c., p. 38; Leitgeb, l. c., p. 134, 137.

2) Czech, Bot. Zeitung 1869, p. 805; N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss Bot. 1872, Bd. 8, p. 90; Eberdt, Transspiration d. Pflanzen 1889, p. 52.

3) Leitgeb, l. l., p. 145.

4) Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1861, Bd. 44, p. 335; Czech, Bot. Zeitung 1869, p. 804; Leitgeb, l. c., p. 149.

kohlensäurefreier Atmosphäre verursacht. In diesem Falle ist also das Licht in analogem Sinne Reizursache, wie bei anderen Variationsbewegungen und nur die unzureichende Ausbildung der specifischen Fähigkeiten bedingt, dass vielfach die Stomata mit chlorophyllfreien Schliesszellen[1]), ebenso aber auch zahlreiche chlorophyllführende Schliesszellen auf Beleuchtungswechsel nicht auffällig reagiren.

Es kann aber nicht auffallen, dass die Schliesszellen nach vorausgegangener Belichtung ausgiebiger oder anders als zuvor reagiren (Mohl l. c. p. 716). Denn abgesehen von der Ansammlung der Assimilate werden bekanntlich durch äussere Einflüsse vielfach Inductionen geschaffen, welche Nachwirkungen u. s. w. nach sich ziehen. Es entspricht nur den üblichen Vorgängen in der Turgorregulation, dass (Leitgeb l. c. p. 129) mit abnormer Erweiterung der Schliesszellen die Menge der unlöslichen Reservestoffe abnimmt.

Die Spaltweite begünstigt zwar in jedem Falle den Gasaustausch, der indess von vielen Umständen, u. a. auch von der Länge des Porenkanals und der Lage der Spaltöffnungen abhängt, und es ist einleuchtend, dass die Einsenkung der Spaltöffnungen, insbesondere wenn ein Vorhof mit engem Ausführungsgang hinzukommt[2]), die der Bewegung von Gasen und Dämpfen entgegenstehenden Widerstände steigert. Freilich sind die Spaltöffnungen immer nur Oeffnungen von geringer Weite, da der Querdurchmesser des Porus selten 0,03 mm und eine wirksame Fläche von 0,0046 qmm erreicht[3]). Da aber an Blättern häufig auf 1 qmm 100—300, vereinzelt sogar bis 700 Stomata kommen, so wird durch die grosse Anzahl doch in sehr ausgiebiger Weise für den Gasaustausch gesorgt. In der Gesammtleistung dürften wohl die in geringerer Zahl vorhandenen Lenticellen zurückstehen, wenn auch die einzelne Lenticelle durch die zahlreichen Intercellularen mehr Gas befördert, als eine einzelne Spaltöffnung. Uebrigens hat der für die Durchlüftung des Periderms dienende Porenkork durchgehends nicht für Zufuhr der spärlich vorhandenen Kohlensäure zu chlorophyllführenden Zellen zu sorgen.

Vor allen Dingen hängt es aber von der Ausbildung des Durchlüftungssystems ab, ob der Gasaustausch durch Spaltöffnungen oder Lenticellen wesentlich locale Bedeutung hat oder auch fern gelegenen Geweben zu gute kommt. Thatsächlich genügt bei guter Ausbildung des Intercellularsystems schon ein geringer Ueberdruck, um die Luft von weit her bis zu den Ausführungsgängen und aus diesen hervor zu treiben (§ 32). Dagegen gleichen sich bei anderen Pflanzen, wie bei Crassulaceen, Druckdifferenzen nur langsam aus[4]), während nach Devaux[5]) z. B. in Kürbisfrüchten, Aepfeln, Kartoffeln, Runkelrüben Gase leichter circuliren.

Aber selbst bei sehr guter Entwickelung der Intercellularen werden die Gase zumeist nicht bis zu allen Zellen geführt und müssen demgemäss auf kürzere

1) Kohl, l. c., p. 39. Uebrigens können die Schliesszellen an etiolirten Pflanzen nach Leitgeb (l. c. p. 175) weit geöffnet sein.

2) Anatomisches bei de Bary, Anatomie 1877, p. 39.

3) Mohl, l. c.; Weiss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 181 etc.

4) Bonnier, Revue général. de Botan. 1893, Bd. 5, p. 111.

5) Devaux, Ebenda 1891, Bd. 3, p. 49 u. Annal. de scienc. naturell. 1891, VII. sér., Bd. 14, p. 309.

Strecken in der schon behandelten Weise in Lösung befördert werden. Nur auf diosmotischem Wege ist auch ein Verkehr mit den mehr oder minder lufterfüllten Gefässen und Tracheiden möglich, die in keiner offenen Communication mit dem Intercellularsystem stehen[1]). Doch pflegen bis an oder in die Nähe der Tracheen die Intercellularen der Markstrahlen heranzutreten, die gewöhnlich durch den Porenkork mit der Atmosphäre communiciren[2]).

Dass die Stomata offen und Ausführungsgänge des Intercellularsystems sind, ist eine durch die mikroskopische Beobachtung festgestellte Thatsache, die auch durch Experimente demonstrirt werden kann. Solche Experimente, die im Princip darauf hinauslaufen, Luft oder andere Gase durch Blätter oder beblätterte Zweige zu treiben und deren Austreten aus der Blattfläche oder aus der Schnittfläche des Blattstiels, resp. des Stengels sichtbar zu machen, wurden schon von Dutrochet[3]), ferner von Raffenau-Delile[4]), Unger[5]), Sachs[6]) u. A. in verschiedenen Modificationen ausgeführt. Ohne auf die Methodik der einzelnen Forscher näher einzugehen, verweise ich auf die in Fig. 22 u. 23



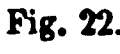


Fig. 22.



Fig. 23.

gegebenen Zusammenstellungen, welche geeignet sind, die Wegsamkeit der Spaltöffnungen und die Communication der Intercellularen zu veranschaulichen.

1) Amici, Annal. de scienc. naturell. 1824, Bd. 2, p. 241; Sachs, Ueber Porosität des Holzes 1877, p. 4; Russow, Botan. Centralblatt 1883, Bd. 13, p. 336; Strasburger, Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 710 u. s. w.

2) De Bary, Anatomie 1877, p. 338; Russow, l. c.; Strasburger, l. c., p. 480; Herbst, Botan. Centralblatt 1894, Bd. 57, p. 442. Vgl. auch de Vries, Botan. Zeitung 1886, p. 788.

3) Dutrochet, Annal. de scienc. naturell. 1832, Bd. 25, p. 248 u. Mémoires p. servir à l'histoire d. végétaux. Brüssel 1837, p. 172.

4) Raffenau-Delile, Annal. d. scienc. naturell. 1841, II. sér., Bd. 16, p. 328.

5) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 461.

6) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 252.

In Fig. 22 ist das Blatt *d* (nöthigenfalls unter Mithilfe von Cacaobutter oder Leimgallerte) luftdicht in den Glascylinder *g* eingesetzt, der zu $^2/_3$ mit Wasser gefüllt ist. Wird dann das Rohr *c* mit einer Wasserstrahlpumpe in Verbindung gesetzt, so dringt bei genügendem Evacuiren ein Blasenstrom aus der im Wasser befindlichen Schnittfläche des Blattstiels hervor. In Fig. 23 ist das Blatt in den Glascylinder *g* eingesetzt, welchem der zur Aufnahme des Wassers dienende Glascylinder *f* aufgepasst ist. Die nöthige Compression der Luft wird durch Eingiessen von Quecksilber in *J*, durch entsprechende Verbindung mit einer Wasserleitung oder in anderer Weise hergestellt. In dieser oder in einer anderen geeigneten Zusammenstellung kann man nach dem Vorgang v. Höhnel's[1]) die Schnittfläche mit einer Lupe oder mit einer schwachen Mikroskopvergrösserung beobachten und sich überzeugen, dass die Gasblasen bei mässigem Druck nur aus den Intercellularen in Rinde und Mark hervorkommen. Um dieses zu erreichen genügt bei den Blättern von Nymphaea, Funkia, Calla aethiopica, Arum maculatum, Rumex u. s. w. ein Druck von $^1/_8$ bis $^1/_5$ Atmosphäre und dessbalb kann man schon mit dem Munde Luft durch die Blätter blasen. Wenn die Lamina in Wasser taucht, ist auch an dieser das Austreten von Luftblasen zu bemerken und wenn sich das Blatt von Nelumbium speciosum in Luft befindet, während in den Blattstiel geblasen wird, so vermögen, wie schon Raffenau-Delile beobachtete, die aus den Spaltöffnungen hervorbrechenden Luftströme die Wassertropfen hin- und herzutreiben, welche sich auf der Oberseite des Blattes befinden und dieser nicht adhäriren.

Werden die Spaltöffnungen mit Wasser injicirt, so werden häufig bei einem 2 bis 5mal höherem Druck keine Gasblasen hervorgetrieben, weil das Wasser bei der geringen Weite der Spalten mit ansehnlicher Kraft festgehalten wird[2]). Das gleichzeitige Offensein der Spalten wird aber dadurch erwiesen, dass sich durch dieselben Wasser in die Intercellularen saugen lässt, deren fortschreitende Injection durch die Farbenänderung des Blattes verrathen wird[3]).

Wie nicht anders zu erwarten, wird mit der Oeffnungsweite der durch die Spaltöffnungen gehende Gasstrom beschleunigt[4]). Da aber die Oeffnungsweite von vielen Umständen abhängig ist, so mag es für den Erfolg nicht einerlei sein, ob der Gasstrom durch einen positiven oder negativen Druck in dem Intercellularsystem verursacht wird. Im letzteren Falle sollen sich nach Barthélemy[5]) an den Blättern von Nymphaea alba, Ranunculus ficaria u. s. w. die Spalten schliessen. Dass dieses aber nicht allgemein zutreffen kann, ist mit den beschriebenen Apparaten leicht zu erweisen.

Porenkork. Mit den Apparaten Fig. 22 und 23 lässt sich auch die Weg-

1) v. Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 52. Eine andere leicht herzustellende Zusammenstellung wandte Strasburger an (1891, l. c., p. 718.

2) Der in einer Capillarspitze von 0,01 mm sitzende Wasserfaden wird erst durch einen Ueberdruck der Luft von ungefähr 22 cm Quecksilber herausgetrieben. Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 366.

3) Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 172. Derartige Versuche ferner bei Unger und bei Sachs.

4) Derartige Versuche bei N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 103.

5) Barthélemy, Annal. de scienc. naturell. 1874, V. sér. Bd. 19, p. 150. Vgl. auch Wiesner, Sitzungb. d. Wiener-Akad. 1879, Bd. 79, p. 38 d. Separatabzg. — Die Versuche N. J. C. Müller's (Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 161) lassen unbestimmt, welche Ursachen veranlassten, dass die Richtung der Gasdurchpressung einen Einfluss auf den Erfolg ausübte.

samkeit der Lenticellen darthun, indem man Zweige einsetzt, deren in Luft befindliche Querschnittfläche mit einer Kautschukkappe geschlossen ist, um den Durchgang von Luft durch die geöffneten Gefässe zu verhindern. Mit Herstellung einer Druckdifferenz kommen dann an der in Wasser befindlichen Schnittfläche Gasblasen aus den Intercellularen. Bei einem Drucke von $^3/_4$ bis 1 Atm. dringen aber Gasblasen auch aus einem Theile der Gefässöffnungen hervor und dieser Austritt wird ungetrübt beobachtet, wenn der im Wasser befindliche Theil des Zweigstücks entrindet ist. Offenbar begünstigen die bis an die Tracheen reichenden Intercellularen der Markstrahlen die Zufuhr von Luft, welche die Gefässwandungen diosmotisch und in zureichender Menge erst bei höherer Triebkraft durchwandert. Uebrigens kann man umgekehrt durch Einpressen von Luft in die Schnittfläche das Hervortreten von Gasblasen aus den Lenticellen beobachten[1]). Die Sistirung des Blasenstromes nach Verstopfen der Lenticellen mit Wasser beweist, dass die Gase ihren Weg durch diese offenen Einführungsgänge nehmen.

Auch bei Mangel von distincten Lenticellen, wie bei Vitis, Lonicera u. s. w., scheint nach Klebahn allgemein durch Intercellularen (Porenkork) für eine gewisse Wegsamkeit der Gase in den Peridermen und ebenso in der verkorkten Endodermis gesorgt zu sein. Näheres über Bildung und Vorkommen des Porenkorks ist bei Klebahn nachzusehen, in dessen Arbeit auch die Literatur kritisch behandelt ist. Nach den Erfahrungen Klebahn's functionirt der einmal gebildete Porenkork dauernd als ein offener Gasweg. Jedoch wechselt bei manchen Pflanzen die Grösse der Intercellularen in den successiv gebildeten Schichten und die damit veränderte Wegsamkeit gab wohl die Veranlassung, dass manche Forscher einen winterlichen Schluss der Lenticellen annahmen, obgleich diese auch im Winter zumeist schon bei einem Drucke von 5—6 cm Quecksilber Gasblasen hervortreten lassen (Klebahn 1884, 563). Ob, wie es für eine Regulation der Wasserverdampfung vortheilhaft sein würde, mit dem Austrocknen, resp. den damit verknüpften Formänderungen der todten Zellen allgemein ein gewisser Schluss der Intercellularen des Periderms erzielt wird, wurde noch nicht näher untersucht[2]).

§ 32. Druck- und Bewegungszustände der eingeschlossenen Gase.

In den lebensthätigen Pflanzen sorgen verschiedene Ursachen für die dauernde Störung des Gleichgewichts. In diesem Sinne wirken bekanntlich die Athmung und die Kohlensäureassimilation, wie überhaupt jeder Stoffwechsel, der mit Consum oder Production von Gasen verknüpft ist, und ferner führt das Schwinden von Wasser in Gewebeelementen zur Bildung von lufterfüllten Räumen. Je

1) Versuche bei Stahl, Bot. Zeitung 1873, p. 613; G. Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72 (Sitzung vom 15. Juli); Klebahn, Berichte der botan. Gesellschaft 1883, p. 113 und Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. 1884. p. 562; Hales, Statik der Gewächse 1748, p. 91 u. Taf. VII, Fig. 32. Der Nachweis, dass erst bei höherem Druck Gasblasen aus den Gefässen kommen, wurde zuerst von v. Höhnel (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 49) geführt. Näheres bei Strasburger, Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen, 1891, p. 716.

2) Vgl. Klebahn, l. c. 1884, p. 574. Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1891, VII. sér., Bd. 14, p. 340.

nach der Ausgiebigkeit dieser Störungen einerseits und der Schnelligkeit des Gasaustausches andererseits werden in den gaserfüllten Räumen nur geringfügige oder ansehnlichere Unterschiede des Druckes und der Zusammensetzung erzeugt und erhalten.

Unterschiede in der Zusammensetzung können wiederum zu Druckdifferenzen führen und umgekehrt. Denn so gut wie eine mit Kohlensäure gefüllte Blase bei Berührung mit Luft collabirt, wird unter gleichen Bedingungen, in Folge der schnelleren diosmotischen Bewegung der Kohlensäure, negativer Druck in abgeschlossenen Intercellularen erzeugt. Wenn aber ein negativer Druck eine diosmotische Gasbewegung verursacht, dringt aus der Luft der Sauerstoff verhältnissmässig reichlicher ein als der Stickstoff. Uebrigens entsprechen die beobachteten Thatsachen durchaus den Folgerungen, die sich aus den in § 30 behandelten Grundzügen ergeben.

Nach den vorliegenden Erfahrungen pflegte demgemäss bei guter Entwickelung des Durchlüftungssystemes und bei Vorhandensein offener Ausführungsgänge Druck und Zusammensetzung der internen Gase nur wenig von der umgebenden Luft verschieden zu sein. Dagegen kann, wie schon mitgetheilt wurde, bei starker Entwickelung der Cuticula die Intercellularluft in Landpflanzen in der Zusammensetzung grössere Abweichungen aufweisen, als es bei submersen Pflanzen mit leicht durchlässiger Oberhaut der Fall zu sein pflegt. Natürlich werden sich auch mehr oder minder grosse Differenzen in den Intercellularen von Wurzel, Stengel oder Blatt u. s. w. finden. Denn dass sich in den nicht mit einander communicirenden Räumen grössere Unterschiede einstellen, lehren die Tracheen, in denen ein ansehnlicher negativer Druck vorkommt, während die Intercellularluft gleichzeitig sogar schwach comprimirt sein kann.

Die äusseren Verhältnisse sorgen aber nicht nur durch Beeinflussung der Athmung, der Kohlensäureassimilation, der Wasserverdampfung, der Spaltweite u. s. w., sondern auch rein physikalisch in verschiedener Weise für Druck und Bewegungszustände von Gasen. In solchem Sinne wirken u. a. Beugungen und Erschütterungen der Pflanze, Variationen des Luftdruckes und der Temperatur und die so oder auf andere Weise hervorgerufenen Mischbewegungen sind, wie schon hervorgehoben, für die Beschleunigung des Gasaustausches von wesentlicher Bedeutung. Eine bestimmt gerichtete Gasbewegung wird aber in allen Fällen so lange fortdauern, als die bestimmenden Energiepotentiale erhalten werden.

Von den normalen Stoffwechselprocessen arbeitet im allgemeinen die Kohlensäureassimilation auf die Erzeugung einer positiven, die Athmung auf die Erzeugung einer negativen Spannung der Intercellularluft hin. Dementsprechend quellen Gasblasen hervor, wenn in den Stengel einer beleuchteten und unverletzten Wasserpflanze ein Einstich gemacht wird und aus der Schnittfläche kommen in schnellerer oder langsamerer Aufeinanderfolge Gasblasen zum Vorschein, so lange die Pflanze beleuchtet ist. Derselbe positive Druck ist in den unter Wasser befindlichen Landpflanzen zu constatiren, in denen er indess nicht merklich hervortritt, so lange die geöffneten Spalten einen freien Gasverkehr mit der Luft unterhalten. Das Zustandekommen dieses Gasdruckes hängt im Wesentlichen von der Zersetzung der Kohlensäure in der beleuchteten Pflanze und der Ausscheidung eines Theiles des gebildeten Sauerstoffes in die Inter-

cellularen ab, aus denen derselbe nicht so schnell wie die lösliche Kohlensäure in die äussere Umgebung diosmirt. Desshalb sinkt der Druck, wenn mit der Entziehung des Lichtes die Production von Sauerstoff aufhört, und da die gebildete Kohlensäure schneller diosmirt als der Sauerstoff, so kommt im Dunklen, sofern keine störenden Umstände eingreifen, ein negativer Druck zu Stande. der aber zumeist nur einen geringen Werth erreicht.

In diesen Processen liegt die wesentliche Ursache, dass die Luft in submersen grünen Pflanzen mit der Beleuchtung ihre Zusammensetzung ändert. Durchgehends nimmt am Tage der Sauerstoffgehalt zu; das eingeschlossene Gas enthält dann mehr Sauerstoff als die Luft. Im Dunklen tritt aber das Umgekehrte ein, während zugleich der am Tage minimale Kohlensäuregehalt anwächst. Im analogen Sinne ändert sich auch die Zusammensetzung der Gase in den chlorophyllführenden Organen der Landpflanzen, und nach Schluss der Stomata kann es in letzteren in Folge der schwierigen Permeabilität der Cuticula zu grösseren Abweichungen kommen, als in submersen Wasserpflanzen. Natürlich bringen es die Austauschverhältnisse mit sich, dass die Intercellularluft stets Stickstoff enthält, dass sich also in der Pflanze unter den normalen Verhältnissen reine Kohlensäure oder reiner Sauerstoff nicht finden.

Eine negative Gasspannung entsteht auch ohne eine besondere vitale Thätigkeit, wenn lebenden oder todten Elementarorganen das Wasser durch Transspiration entzogen wird. Bis zu welchem Grade dabei die Luftverdünnung sinkt und wie lange sich dieselbe erhält, das hängt natürlich davon ab, wie schnell die Luftgase eindringen. Uebrigens ist auch das Zusammenfallen austrocknender, zartwandiger Gewebe theilweise eine Folge dieses negativen Druckes im Innern, der in manchen Fällen sehr erhebliche Werthe erreicht, und z. B. in Gefässen und Tracheiden öfters auf den 3. oder 4. Theil des gewöhnlichen Luftdruckes sinkt. Freilich muss es dahingestellt bleiben, ob die Ausbildung und die Erhaltung dieser Luftverdünnung in den Tracheen u. s. w. nur durch die abwechselnde Zunahme und Abnahme des Wassergehaltes oder in Verband mit der Transspiration noch durch andere Ursachen erzielt wird.

Geht der Wassertransport speciell in den Xylemelementen vor sich, so ist doch wahrscheinlich, dass unter Mithilfe der Wasserverdampfung eine gewisse Luftverdünnung auch in den Intercellularen erzeugt wird, da auch in diesen Ansammeln und Aufsaugung von Wassertropfen vorkommt (§ 29). Wie weit freilich solche Momente wirksam sind, ist noch nicht untersucht. Die ziemlich ansehnliche negative Spannung der Intercellularluft, die Goebel[1]) an trüben Tagen in den Blattstielen von Nymphaea, Nelumbium, Colocasia etc. beobachtete, kann sehr wohl auf andere Weise zu Stande gekommen sein. Ganz abgesehen von den Wirkungen, welche beim Verdunkeln durch das Vorhandensein einer sauerstoffreicheren Intercellularluft erzielt werden, vermag aus den schon angegebenen Gründen die schnellere Diosmose der Athmungskohlensäure zu einer negativen Gasspannung zu führen. Wesentlich auf diese Weise dürfte die schwache Luftverdünnung entstehen, die sich zumeist in den Intercellularen von Knollen[2]) etc. und von submersen Pflanzen im Dunklen (ohne Mitwirkung der Transspiration

1) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II. Theil, p. 251.

2) Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1891, VII. sér., Bd. 14, p. 393. Ueber die zum Theil sehr mangelhafte Communication der Intercellularen vgl. dieses Buch p. 177.

ausbildet. Im Zusammenhang hiermit ist auch noch näher zu erforschen, welche Mittel dafür sorgen, dass sich die Intercellularen mit Luft füllen und gefüllt erhalten.

Die Existenz einer Luftverdünnung in der Pflanze ergiebt sich aus Versuchen, die schon von Hales[1]) angestellt wurden. Wird nämlich, wie es Fig. 24 zeigt, ein beblätterter Zweig in Wasser gestellt und dem Gabelast *b* mittelst Kautschuk das luftführende Glasrohr *a* angepasst, das in Wasser oder in Quecksilber eintaucht, so zeigt die Erhebung der Sperrflüssigkeit an, dass Luft durch die Schnittfläche des Zweiges eingesogen wird. Bei solchen und ähnlichen Experimenten wird nicht selten eine Quecksilbersäule von 3—5 cm auch dann gehoben, wenn der Erfolg wesentlich oder allein von der Verdünnung der Intercellularluft abhängt. Bei Anwendung von entrindeten Zweigen oder beim Einsetzen von Manometern in den Holzkörper von Bäumen u. s. w. werden aber häufig viel höhere negative Gasspannungen angezeigt[2]).



Fig. 24.

In den transspirirenden Pflanzen alterniren in den Gefässen Wassertröpfchen mit Blasen von verdünnter Luft, und indem sich letztere beim Oeffnen contrahirt, zieht sich der Inhalt in entsprechendem Maasse nach dem geschlossenen Ende des Gefässes oder der Zelle zusammen. Statt der Luft dringt Quecksilber ein, wenn die Tracheen durch Zerschneiden eines Zweiges, Blattstiels u. s. w. unter Quecksilber geöffnet werden. In dieser Weise operirte zuerst v. Höhnel[3]), der bei Benutzung transspirirender holziger und krautiger Pflanzen den Eintritt von Quecksilber in zahlreiche Gefässe beobachtete und in manchen Fällen eine Injection mit Quecksilber bis auf eine Entfernung von 50—60 cm von der Schnittfläche aus verfolgen konnte. Ein gleiches Resultat wird auch bei

1) Hales, Statik der Gewächse 1748, p. 90. Aehnliche Experimente bei Meyen, Physiol. 1838, Bd. 2, p. 73; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 261; Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1774, V. sér., Bd. 19, p. 150; Bonnier, Revue général. d. Botan. 1893, Bd. 5, p. 13 u. s. w.

2) Vgl. z. B. Th. Hartig, Bot. Zeitung 1861, p. 18; Böhm, Versuchsstat 1877, Bd. 20, p. 371; Pappenheim, Botan. Centralblatt 1892, Bd. 49, p. 2; Bonnier, 1893, l. c.

3) v. Höhnel, Ueber den negativen Druck in d. Gefässluft, Strasburger Dissertation 1876, und Jahrb. f. wiss. Botan. 1879, Bd. 12, p. 77. — Ferner bei Lit. Strasburger, Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 712; Schwendener, Sitzungsb. der Berlin. Akad. 1893, Bd. 40, p. 842. — v. Höhnel (F. Haberlandt's Wissenschaftl.-prakt. Unters. a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues, 1877, Bd. 2, p. 122 u. A. wandten auch wässerige Farbstofflösungen an. In diesem Falle werden die Gefässe in Folge der Capillarerhebung auf weitere Strecken injicirt als mit Quecksilber.

Verwendung von Oel, Cacaobutter, Petroleum erhalten, die man vortheilhaft mit Alcanna, Kienruss u. s. w. färbt.

Damit das Quecksilber in die Gefässe eingesogen wird, muss die Luftverdünnung schon einen ansehnlichen Werth erreichen, da die Capillardepression des Quecksilbers zu überwinden ist, die z. B. für die ziemlich engen, etwa 25—30 μ weiten Gefässe von Aesculus Hippocastanum 30—43 cm beträgt[1]). Tritt aber einmal Quecksilber ein, so hängt es natürlich, wie in jeder Glasröhre, von dem Volumen der verdünnten Luft, also von der Länge der Gefässe ab, ob diese auf eine kürzere oder längere Strecke injicirt werden. Dessbalb giebt die Steighöhe des Quecksilbers, auch mit Berücksichtigung der Capillardepression, kein vergleichendes Maass für die Luftverdünnung, wie v. Höhnel irrig annahm. Denn thatsächlich sind die zur Beobachtung kommenden Gefässstücke ungleich lang und die Länge der Tracheen schwankt bei den verschiedenen Pflanzen zwischen wenigen cm und 3 m[2]). Dagegen gestattet die Volumabnahme, also die Verkürzung der Luftblasen beim Oeffnen der Gefässe, einen Schluss auf den Grad der Luftverdünnung. Diese geht nach Versuchen Schwendener's[3]), die nach dem angedeuteten Princip ausgeführt wurden, in den Tracheen auf $^1/_3$—$^1/_4$ des normalen Luftdrucks (25—19 cm Hg.) herab und ähnliche Grenzwerthe wurden von Pappenheim[4]) für die Tracheiden der Coniferen gefunden. Ein vollständiges Freisein von Luft, das Scheit[5]) annahm, kommt real nicht vor, ist auch nicht zu erwarten, da thatsächlich die Gase durch die Gefässwand diosmiren (§ 30). Aehnliche Verdünnungsverhältnisse wie in den todten Gefässen[6]) bestehen offenbar auch in den übrigen todten Elementarorganen des Xylems, in die freilich wegen der geringen Länge und des kleinen Durchmessers Quecksilber nicht einzudringen pflegt. Dagegen ergiebt sich diese Luftverdünnung aus dem Verhalten gegenüber einer wässerigen Farbstofflösung, die tiefer eindringt, also eine kleinere Luftblase übrig lässt, wenn das Zerschneiden des Stengels nicht an der Luft, sondern sogleich unter der Lösung vorgenommen wird. — Eine negative Gasspannung in den Elementen des Centralstranges der Laubmoose wurde von Haberlandt[7]) nachgewiesen.

Diese Gasspannungen stehen, wie v. Höhnel[8]) erkannte, in ursächlichem Zusammenhang mit dem wechselnden Wassergehalt der Pflanze. Demgemäss giebt es bei voller Sättigung mit Wasser (wie es auch das Manometer anzeigt, Fig. 24, p. 183) in Gefässen, Tracheiden u. s. w. keine negative Gasspannung, die sich aber mit dem Wasserverlust einstellt und bei lebhafter Transspiration die höchsten Werthe erreicht. In dem Maasse, wie in den eine Kette von Luft- und Wasserfäden (Jamin'sche Kette) enthaltenden Gefässen[9]) die Wasser-

1) v. Höhnel, 1876, l. c., p. 15.

2) Adler, Untersuch. über die Längenausdehnung d. Gefässräume, Jenaer Dissert. 1892 u. Bot. Centralblatt 1892, Bd. 52, p. 128: Strasburger, Ueber das Saftsteigen 1893, p. 50.

3) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1893, Bd. 40, p. 844.

4) Pappenheim, Botan. Centralblatt 1892, Bd. 49, p. 161.

5) Scheit, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1885, N. F. Bd. 12, p. 678 Kammerling, Flora 1897, Ergänzungsband p. 11).

6) Ueber Vorkommen lebender Gefässe siehe Lange, Flora 1891, p. 52.

7) Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 416.

8) v. Höhnel. Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 121.

9) Ueber den Inhalt der Gefässe vgl. Böhm, Bot. Ztg. 1879, p. 255; v. Höhnel, 1879, l. c., p. 121; Volkens, Jahrb. d. bot. Gartens in Berlin 1883, Bd. 2, p. 181; Schwendener, Sitzungb. d. Berlin. Akad. 1886, p. 566; Strasburger, Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 685, 695 u. Ueber das Saftsteigen 1893, p. 55.

menge wieder zunimmt, vermindert sich die negative Spannung der Luft. Diese schwindet öfters schon während der Nacht bei Krautpflanzen, in denen sich gleichzeitig die Gefässe mit Wasser füllen. Aber auch bei Holzpflanzen klingt bei Sistirung der Transspiration, wie v. Höhnel nachwies, die Luftverdünnung allmählich aus.

Mit solcher Wasserentziehung wird natürlich in den Gefässen eine Luftverdünnung erzielt, die, wie schon Höhnel (1879, p. 76) erkannte, in Folge der langsamen Diosmose der Luftgase durch die verholzten Wandungen (§ 21, 30) nur sehr allmählich ausgeglichen wird. Doch muss dahingestellt bleiben, ob, wie v. Höhnel will, der tägliche Wasserwechsel nur in dieser einfachen Weise wirkt, oder ob in Verbindung mit diesem Wechsel und mit der Transspiration noch andere Umstände die Erhaltung einer Luftverdünnung in den Gefässen unterstützen. Ohne eine dauernde Neuschaffung von Potentialdifferenzen müsste natürlich endlich ein Druckausgleich eintreten und es ist begreiflich, dass bei entlaubten Bäumen im Winter in den Tracheen keine oder doch keine ansehnliche negative Gasspannung gefunden wird [1]). In Berücksichtigung dieser und der bei der Wasserbewegung zu besprechenden Verhältnisse ist es nicht auffallend, dass in benachbarten Gefässen eine verschiedene, im Durchschnitt aber in verschiedener Höhe an einem Stamme eine ähnliche Luftverdünnung besteht [2]). Immerhin ist diese in der Wurzel nicht selten geringer, als in dem Stamme [3]).

Die Luftverdünnung, die abgetrennte Zweige nach einigem Liegen an der Luft wiederum ergeben, wenn nahe der alten Schnittfläche eine neue Durchschneidung vorgenommen wird, ist theilweise auf das Oeffnen der bisher intacten Tracheen, theilweise auf einen Abschluss der zuvor angeschnittenen Gefässe zurückzuführen. Ein solcher Abschluss, der eine Wiederherstellung der Luftverdünnung ermöglicht, wird durch austretende Schleimmassen, durch Bacterienvegetation und durch andere Mittel bewerkstelligt [4]).



Fig. 25. Durch den Kork *a* wird der Glasstab *b* festgehalten, an welchem die Pflanze mit Fädchen befestigt ist.

Ein Ueberdruck in der Intercellularluft kommt bei der Kohlensäureassimilation in der schon angedeuteten Weise durch die Ausscheidung eines Theiles des producirten Sauerstoffs in die Intercellularen zu Stande. Da dieser Process bei Beleuchtung continuirlich fortschreitet, so treten aus einem angeschnittenen Stengel Gasblasen in einem schnelleren oder langsameren Tempo hervor, wenn Pflanzen mit gut entwickeltem Intercellularsystem (Elodea, Myriophyllum, Ceratophyllum u. a.) submers gehalten werden (Fig. 25). Auf

---

1) v. Höhnel, l. c., p. 115. — Strasburger, 1891, l. c., p. 715. Mit dem negativen Befunde v. Höhnel's steht nicht im Widerspruch, dass Böhm (Bericht d. botan. Gesellsch. 1889, Generalvers. p. 52) im Winter einen gewissen negativen Gasdruck fand.

2) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1892, p. 923; 1893, p. 844; Strasburger, Ueber d. Saftsteigen 1893, p. 56.

3) Strasburger, Bau- u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 715.

4) v. Höhnel, l. c., 1876, p. 20 u. Bot. Zeitung 1879, p. 320; Strasburger, 1891, l. c. p. 714.

diesen Blasenstrom, als einen Maassstab der Kohlensäureassimilation, werden wir fernerhin zurückkommen (§ 52). Dass derselbe seinen Ursprung der Sauerstoffproduction verdankt, ergiebt sich aus Folgendem: 1) steigt und fällt der Blasenstrom mit der Beleuchtung und kommt im Dunklen schnell zum Stillstand, 2) hört er ohne Schädigung der Pflanze ganz auf, so lange durch Zusatz von etwas Kalkwasser die Zufuhr von Kohlensäure zu der Pflanze abgeschnitten ist[1]).

Nach den zuletzt genannten Erfahrungen wird auf andere Weise kein continuirlicher Blasenstrom durch Besonnung erzielt[2]), durch die höchstens, wie durch eine Temperaturerhöhung, vorübergehend einige Gasblasen hervorgetrieben werden. Immerhin wäre es möglich, dass durch Erwärmen unter bestimmten Bedingungen noch in anderer Weise ein Blasenstrom veranlasst wird. Denn in der von Dufour entdeckten und von Feddersen[3]) studirten Thermodiffusion ist ein Phänomen bekannt, in dem ein Gasstrom von der wärmern zu der kälteren Seite einer Scheidewand geht, und ferner bildet sich ein merklicher und mit der Temperatur zunehmender Druck in einer geschlossenen Thonzelle oder Thierblase aus, wenn die eingeschlossene, aber nicht die umgebende Luft dampfgesättigt ist[4]). Auch ist es einleuchtend, warum im Dunklen für einige Zeit die Bedingungen für einen Blasenstrom geschaffen werden, wenn eine Pflanze, die eine sauerstoffreichere Binnenluft besitzt, in ein sehr kohlensäurehaltiges Wasser gebracht wird[5]). Ferner ist klar, dass die hervortretenden Blasen unter den normalen Verhältnissen nicht aus reinem Sauerstoff bestehen, dass aber ihre Zusammensetzung durch die Intensität der Sauerstoffproduction, durch die Menge der im Wasser gelösten Gase (Kohlensäure, Stickstoff) und durch manche andere Umstände beeinflusst wird.

Zwar entwickelt sich in den intacten Wasserpflanzen durch diese Sauerstoffproduction der Regel nach keine sehr ansehnliche Gasspannung, indess genügt dieselbe immerhin, um Gasblasen entgegen einem Wasserdrucke von 20—30 cm hervorzutreiben, wenn die Schnittfläche bei inverser Stellung der Pflanze auf solche Tiefe unter Wasser gebracht wird[6]). Ueber das Zustandekommen der höheren Gasspannungen in Fucaceen u. s. w. (§ 29) sind noch keine näheren Studien angestellt.

Anderweitige Gasströme durch die Pflanze. Abgesehen von den inconstanten Gasbewegungen, die durch Beugungen, Temperaturschwankungen u. s. w. hervorgerufen werden, vermögen offenbar verschiedene äussere Constellationen bestimmt gerichtete Gasströme durch die Pflanze da zu erzielen, wo geringere Druckdifferenzen zur Erzeugung genügen. Derartige Gasströme können nach Raffenau-Delile[7]) bei Nelumbium speciosum an hellen Tagen so lebhaft werden, dass die aus den Spaltöffnungen hervortretende Luft die auf der Blatt-

1) Frank Schwarz, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 97.

2) Eine abweichende Annahme bei N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1876, Bd. 1, p. 380.

3) Näheres bei Naumann, Allgem. Chem. 1877, p. 261.

4) Die Erklärung des Phänomens bei Kundt, Annal. d. Physik u. Chem. 1877, N. F. Bd. 2, p. 17.

5) van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 269; Lecoq, Compt. rend. 1867, Bd. 65. p. 1114 u. 1869, Bd. 69, p. 531; N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 37; Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1889. VII. sér. Bd. 9, p. 138.

6) Lechartier, Annal. d. scienc. naturell. 1867, V. sér., Bd. 8, p. 364.

7) Raffenau-Delile, Annal. d. scienc. naturell. 1841. II. sér., Bd. 16, p. 328.

fläche herumperlenden Wassertropfen hin- und herwirft. Nach **Merget**[1]) soll sich in einem Blatte von Nelumbium, dessen Lamina durch die Annäherung eines heissen Körpers erwärmt wird, ein Luftstrom von der Blattfläche nach dem Innern bewegen, der auch im todten Blatte zu Stande kommt und einen Wasserdruck bis zu 1—3 cm überwindet. Ein so geringer Druckunterschied reicht aber bei Nelumbium oder Nymphaea schon aus, um durch die Pflanze eine Luftströmung zu unterhalten, die durch das Rhizom ihren Weg von dem einem Blatte zu dem anderen Blatte nimmt[2]).

In causaler Hinsicht sind derartige Gasströme noch nicht aufgehellt und so muss es unentschieden bleiben, ob und inwieweit das nöthige Energiepotential allein durch eine Temperaturdifferenz oder durch die mit der Transspiration verknüpften Vorgänge oder durch andere Ursachen und Combinationen unterhalten wird. Natürlich wird eine so geringe Triebkraft bei grösseren Widerständen keinen auffälligen Gasstrom durch Spaltöffnungen und Intercellularen hervorrufen, noch weniger dann, wenn es sich um den diosmotischen Eintritt der Gase handelt (§ 30).

Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase. Die zuverlässigen empirischen Erfahrungen stehen im allgemeinen mit den Erwartungen im Einklang (p. 181). Demgemäss weicht die Zusammensetzung mehr oder minder von dem stets angestrebten Gleichgewichtszustand ab und die Gesammtheit der obwaltenden Umstände bringt es mit sich, dass auch der an sich indifferente Stickstoff theilweise in einem wesentlich anderen Verhältniss vorhanden ist, als in der Luft. Unter normalen Verhältnissen besteht das eingeschlossene Gas nie aus reinem Stickstoff[3]) und die diesbezüglichen Angaben einiger Forscher beruhen sicherlich auf einem Irrthum. Ein näheres Eingehen auf die schon nach den äusseren Verhältnissen veränderlichen Zahlenwerthe ist indess nicht geboten. Uebrigens brachte es die Gewinnung der Luft öfters mit sich, dass sich in grösserer oder geringerer Menge absorbirte (gelöste) Gase beimengten, deren Zusammensetzung aus ähnlichen Gründen verschieden ist und in einem gewissen Zusammenhang mit der Composition der Intercellularluft u. s. w. steht. Einige Bemerkungen sind in § 96 zu finden und in § 29 ist bereits angegeben, warum im Innern einer turgescenten Zelle keine Gasblasen ausgeschieden werden.

Trotz des Mangels offener Luftwege ist in Folge des leichten diosmotischen Austausches die Binnenluft in den intacten Pflanzen[4]) von Elodea, Ceratophyllum u. s. w. am Tage und in der Nacht nur wenig von der atmosphärischen Luft verschieden[5]). Jedoch macht sich bei Beleuchtung eine Zunahme des nunmehr producirten Sauerstoffes bemerklich, eine Zunahme, die im Licht auch in den Hülsen von Pisum, Colutea u. s. w. hervortritt[6]). Noch höher, bis zu 36 Proc.,

---

1) **Merget**, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1469; 1874, Bd. 78, p. 884.

2) **Barthélemy**, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 152. Vgl. auch **Lechartier** ebenda 1867, V. sér., Bd. 8, p. 364.

3) Solches wird im Widerspruch mit andern Forschern angegeben von **E. Schulze** Lehrbuch d. Chemie für Landwirthe 1853, I, p. 58 für Grashalme u. andere hohle Stengel, von **Barthélemy** Annal. de scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 167 für Pontederia.

4) Bei dauernder Entwickelung eines Blasenstromes wird die hervortretende Luft aus naheliegenden Gründen allmählich sauerstoffreicher (vgl. § 52).

5) **Devaux**, Annal. d. scienc. naturell. 1889, VII. sér., Bd. 9, p. 99.

6) Schon bemerkt von **Ingenhousz**, Versuche mit Pflanzen übers. von **Scherer** 1788, Bd. 2, p. 58. Von den auf diese und andere Pflanzen sich beziehenden Studien nenne ich: **Saussure**, Annal. d. chim. et. phys. 1821, Bd. 19, p. 150; **Calvert** und

steigt der Sauerstoffgehalt in den Blasen der Fucaceen[1]) u. s. w. und trotz der offenen Stomata sammelt sich in den beleuchteten Blättern der Crassulaceen eine sauerstoffreiche Luft (Aubert 1892, l. c., p. 275).

Mit der Alleinherrschaft der Athmung nimmt der Sauerstoffgehalt mehr oder minder ab, während zugleich der Kohlensäuregehalt ansteigt. So fand u. a. Devaux (1891, l. c. p. 352) in der Intercellularluft der Wurzeln von Daucus Carota 77,3—89 Proc. N; 0,4—10,6 Proc. O; 1,4—17,8 Proc. CO_2. Aehnliche Verhältnisse wurden ausserdem für Knollen u. s. w. gefunden und es ist schon hiernach wohl zu verstehen, dass der Sauerstoff bei ungewöhnlicher Steigerung der Thätigkeit unter Umständen nicht ausreicht, um die angestrebte Athmungsenergie voll zu befriedigen. Sogar in den Wurzeln von Nuphar luteum kann der Sauerstoffgehalt, trotz des sehr entwickelten Intercellularsystems, nach Dutrochet[2]) auf 8 Proc. sinken.

Die in den Gefässen und den übrigen Elementarorganen des Holzes eingeschlossene Luft ist nach Kruticki[3]) im Sommer nicht sehr verschieden von der atmosphärischen Luft, während sie im Winter ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure ist. Dagegen wird von Faivre und Dupré[4]) für die Gefässluft von Morus und Vitis gerade das Umgekehrte angegeben. Diese scheinbaren Widersprüche sind übrigens ganz wohl vereinbar und aller Wahrscheinlichkeit nach wird sich bei der Ausbildung der Luftverdünnung in den Tracheen zunächst ein Gas ansammeln, das relativ reich an Sauerstoff und Kohlensäure ist.

Ferrand, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 3, p. 377; Gardner, Froriep's Neue Notizen 1846, Bd. 39, p. 323; Erdmann, Jahresb. d. Chem. 1855, p. 727; Baudrimont, Compt. rend. 1855, Bd. 41, p. 178; Martin, Compt. rend. 1866, Bd. 62, p. 737; Saintpierre u. Magnien, ebenda 1876, Bd. 83, p. 490: Joulin, Bot. Centralbl. 1881, Bd. 5, p. 102; Peyrou, ebenda 1891, Bd. 45, p. 217; Devaux, Annal. d. scienc. naturell. 1891, VII. sér., Bd. 14, p. 297; Aubert, Revue générale de Bot. 1892, Bd. 4, p. 275.

1) Aimé, Annal. d. scienc. naturell. 1841, III. sér., Bd. 2, p. 586; Wille, Botan. Jahresb. 1889, p. 226.

2) Dutrochet, Mémoires etc. Brüssel 1837, p. 175.

3) Kruticki, Botan. Centralblatt. 1889, Bd. 39, p. 80.

4) Faivre u. Dupré, Annal. de scienc. naturell. 1866, V. sér., Bd. 6, p. 366. — Auf die Angabe Bischoff's (De vera vasorum plantarum structura et functione commentatio 1829, p. 81), die Gefässluft sei reich an Sauerstoff, ist bei der mangelhaften Methodik kein Werth zu legen.

Kapitel VI.

Die Wasserbewegung in der Pflanze.

§ 33. Allgemeiner Ueberblick.

Um Lebensthätigkeit zu ermöglichen, ist in jedem Falle eine genügende Versorgung mit Wasser nothwendig, das bekanntlich alle Theile einer Zelle durchtränkt und in turgescenten Geweben zumeist 60—90 Proc. des Gesammtgewichts ausmacht. Die Menge dieses Vegetationswassers ist aber weitgehenden Schwankungen unterworfen. So wird eine Abnahme des Wasservorraths durch das Welken angezeigt, dessen weiteres Fortschreiten bei den meisten Pflanzen den Tod herbeiführt, während Samen, Moose, Flechten etc., die ein Austrocknen ertragen, erst bei Wiederzufuhr von Wasser zu neuer Lebensthätigkeit erweckt werden. Solche und andere Variationen der Turgescenz sind natürlich mit einer Aufnahme und Ausgabe von Wasser verknüpft und zur Deckung des Transspirationsverlustes muss sich bei Landpflanzen Wasser von dem im Boden befindlichen Wurzelsysteme zu den transspirirenden Organen bewegen. Die Wassermenge, die auf diese Weise ihren Weg durch Landpflanzen nimmt, ist zumeist sehr viel grösser, als die Menge des in einer turgescenten Pflanze vorhandenen Vegetationswassers. Gegenüber dem durch die Pflanze sich bewegenden Wasser ist auch das Wasserquantum nur gering, das beim Bluten der Weinstock, die Birke etc. ausscheiden, oder welches dazu dient, die Elemente Sauerstoff und Wasserstoff für Producte des Stoffwechsels zu liefern.

Nachdem schon früher (§ 25—27) die Mittel und Wege zur Aufnahme des Wassers in die Pflanze behandelt sind, ist es nunmehr die Aufgabe dieses Kapitels des näheren die Wasserbewegung in der Pflanze zu beleuchten. Am ausgiebigsten wird diese zur Deckung des Transspirationsverlustes in Anspruch genommen, der, worauf bereits bei Besprechung der Gasbewegung (Kap. V) hingewiesen ist, durch die Bauverhältnisse und Eigenschaften der Pflanzen in mehr oder minder hohem Grade eingeengt und regulatorisch gelenkt wird. Eine genügende Beschränkung ist aber auch unerlässlich, um zwischen Verlust und Zufuhr von Wasser ein richtiges Verhältniss zu erhalten, und da, wo Klima und Standort zeitweise grosse Trockenheit herbeiführen, vermögen bekanntlich von solchen Pflanzen, die ein Austrocknen nicht vertragen, nur diejenigen die ungünstigen Zeiten zu überdauern, welche mit dem zuvor gewonnenen Wasservorrath sehr ökonomisch hausen. Den mannigfachen Eigenthümlichkeiten zur Erreichung dieses Zieles können wir freilich in diesem Buche nicht folgen, doch ist allgemein bekannt, wie sehr die Anpassung an ein trockenes Klima in der Gestaltung der einzelnen Pflanzen und der gesammten Vegetation zum Ausdruck kommt.

Für die Landpflanzen giebt es eine optimale Zufuhr und Versorgung mit Wasser, bei der sie am üppigsten gedeihen und wachsen. Denn submers bringen es viele Landpflanzen überhaupt nicht zu einer Entwickelung und gar oft

wirkt schon die völlige Durchtränkung des Bodens mit Wasser hemmend auf das Fortkommen. Ferner ist die Injection des Durchlüftungssystems und zwar ebenso bei submersen Wasserpflanzen von Nachtheil, so dass schliesslich nur bei solchen Wasserpflanzen, die frei von Lufträumen sind, der mögliche maximale Wassergehalt des Gesammtkörpers die günstigsten Vegetationsbedingungen gewährt. Die Transspiration in Verbindung mit der Wasserbewegung ist aber auch in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung, z. B. um die aus dem Boden aufgenommenen Salze schneller bis in die Krone des Baumes zu befördern.

Natürlich sucht eine jede Zelle, so lange sie nicht völlig turgescent ist, Wasser an sich zu reissen und bei dauernder Transspiration wird also ein Nachstrom von den aufnehmenden zu den verbrauchenden Organen verursacht. Während nun bei einem Pilzfaden dieses Wasser seinen Weg von Zelle zu Zelle nimmt, bedurfte es besonders functionstüchtiger Bahnen, um auf grössere Entfernung soviel Wasser zu befördern, als zur Deckung eines ansehnlichen Transspirationsverlustes nothwendig ist. Durch zahlreiche Untersuchungen ist sichergestellt, dass da, wo Gewebedifferenzirung und Arbeitstheilung Platz griff, mit diesem Wassertransport die Xylemtheile der Fibrovasalstränge betraut sind. In welcher Weise und mit welchen Mitteln freilich die schnelle und ausgiebige Hebung und Beförderung des Wassers bis in die Gipfel der höchsten Bäume erreicht wird, ist derzeit noch nicht befriedigend aufgeklärt. Gewiss ist indess, dass das Wasser nicht von dem Wurzelsystem oder von der Stammbasis aus wie durch eine Druckpumpe in die Höhe geschafft wird, sondern dass der Entzug von Wasser aus dem Leitsystem in diesem einen Nachschub verursacht, der sich bis zu den aufnehmenden Organen ausbreitet und in diesen eine entsprechende Aufnahme von Wasser verursacht (§ 34, 35).

Nur wenn die Transspiration genügend unterdrückt ist, stellt sich in der Pflanze ein solcher Wasserreichthum ein, dass Wasser nach dem Decapitiren aus dem Wurzelstumpfe, oder aus der Schnittfläche eines Astes hervortritt. Dieses Phänomen des Blutens zeigen desshalb Weinstock, Birke etc. im Frühjahr, bevor die Blätter sich entfalten, aber auch im Sommer, wenn durch Unterdrückung der Transspiration im Stamme Wasserfülle erzeugt ist. Dem entsprechend stellt sich das Bluten auch einige Zeit nach dem Decapitiren eines Stammes ein, obgleich bei Verwendung einer transspirirenden Pflanze der stehengebliebene Stumpf zunächst Wasser in die Schnittfläche einsog.

Beim Bluten dringt insbesondere aus den Gefässen oder Tracheiden Wasser, bezw. eine wässerige Lösung hervor, deren Menge allmählich das vereinte Volumen von Wurzelsystem und Stammstumpf weit übertreffen kann. Dieses Wasser dringt aus der Schnittfläche hervor, weil sich an dieser der geringste Widerstand bietet, und das anhaltende Hervortreten, sowie die Druckkraft, die ein auf den Stammstumpf gesetzes Manometer anzeigt, beweisen, dass im Innern des Stammes Kräfte thätig sind, durch die Wasser gewaltsam in Gefässe oder auch in andere Räume getrieben und in diesen unter Druck gesetzt wird. Dieser Blutungsdruck, zu dessen Erzeugung nicht nur die Wurzeln, sondern auch Stengelstücke befähigt sind, ist gewöhnlich geringer als der Druck einer Atmosphäre. Abgesehen davon, dass ein solcher Blutungsdruck manchen Pflanzen abgeht, würde er auch gar nicht ausreichen, um das Wasser bis zum Gipfel hoher Bäume zu heben. Zudem ist gerade in der Zeit, in der die grössten

Wassermengen zu den transspirirenden Organen von Bäumen geschafft werden, ein Blutungsdruck als treibende Kraft nicht vorhanden.

Ohne Mithilfe des Blutungsdruckes vermögen den Wasserbedarf auch krautige Pflanzen zu decken, in denen indess nicht selten schon in feuchten Nächten eine solche Wasserfülle erreicht wird, wie sie zur Geltendmachung des Blutungsdruckes nothwendig ist. Es ergiebt sich dieses für Aroideen, Impatiens, Gräser etc. aus dem Hervortreten von Wassertropfen an den Blattzähnen oder an anderen Stellen, da dieses Hervortreten von einer Wasserfülle und von einem activen Hervorpressen des Wassers abhängig ist. Indess nicht alle Ausscheidung von Wasser ist an die Existenz eines Blutungsdruckes gekettet, denn in den Nectarien wird Wasser auch dann ausgeschieden, wenn in der Pflanze ein nicht unerheblicher Wassermangel besteht. Hier veranlassen nämlich die löslichen Stoffe des Nectars ein Hervortreten des Wassers, das, analog wie in der Plasmolyse, nothwendig dann eintreten muss, wenn ein durchlässiges Gewebe einseitig mit einem osmotisch wirksamen Körper in Berührung kommt. Uebrigens beruht auch der Blutungsdruck auf einer einseitigen Hervortreibung von Wasser' die aber durch eine innere Action der Zellen bewirkt wird. Näheres über diese Vorgänge und die Beziehungen des Blutungsdruckes zur Wasserversorgung wird in den bezüglichen Paragraphen dieses Kapitels behandelt werden.

Mit Gemüsen, Früchten u. s. w. nimmt man eine grosse Menge von Wasser in den Kauf, denn der Wassergehalt in diesen, sowie in anderen saftigen Geweben liegt gewöhnlich zwischen 70—90 Proc. und erreicht in sehr saftigen Früchten sogar 95 Proc. In den turgescenten Zellen enthält der Zellsaft häufig nicht mehr als 3—6 Proc. fester Bestandtheile, der Protoplast aber dürfte gewöhnlich 10—30 Proc. Trockensubstanz hinterlassen (§ 11). Zarten Cellulosewandungen mag ein ähnlicher Wassergehalt zukommen, während verholzte Wandungen im Quellungsmaximum etwa 50 Proc. Wasser führen (§ 12). In den Bäumen nimmt mit dem Alter die Menge der todten Zellen zu, die je nach den Umständen mehr oder minder mit Wasser oder mit Luft erfüllt sind. Indess sinkt der Gesammt-Wassergehalt in den Bäumen selbst in trockenen Zeiten nicht leicht unter 30 Proc. und kann in anderen Zeiten bis zu 70 Proc. erreichen.

Zahlreiche Angaben und Zusammenstellungen über den Wassergehalt bei Ebermayer, Physiologische Chemie der Pflanzen 1882, p. 2; J. König, Chemie der Nahrungs- und Genussmittel 1889, Th. I, p. 641. In diesen Büchern und in den darin citirten Abhandlungen finden sich auch Bestimmungen über die Veränderung des Wassergehaltes mit dem Alter der Pflanzen und Organe. Vgl. auch Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII sér., Bd. 16, p. 59.

Abschnitt I.

Der Wassertransport in der transspirirenden Pflanze.

§ 34. Art und Weise des Wassertransportes.

Während bei einem einfachen Schimmelpilze die Fortbewegung von Zelle zu Zelle zur Deckung des Wasserbedarfs ausreicht, bedurfte es bei ansehnlicheren Landpflanzen der Ausbildung eines besonderen Leitungssystemes, um das Wasser so schnell und so reichlich zu den verdampfenden Organen zu befördern, wie es zur Deckung des oft sehr ansehnlichen Transspirationsverlustes nothwendig ist (§ 33). Denn dieses Ziel kann nicht durch Wanderung in turgescenten Geweben erreicht werden, in denen sich das Wasser auf grössere Strecken nur langsam bewegt, so dass z. B. lebendige Markcylinder oder Rindenstreifen bei einer Länge von 5—15 cm schon durch mässige Transspiration in ihrem oberen Theile zum Welken gebracht werden, während die basale Partie in Wasser taucht[1]).

Mit der besagten bevorzugten Leitung ist erfahrungsgemäss das Xylem der Fibrovasalstränge betraut, deren Verlauf und Vertheilung es ermöglicht, dass das Wasser seinen Weg in gut leitenden Bahnen in alle Organe der Pflanze findet. Und wenn also z. B. einer verdampfenden Epidermiszelle in einem Blatte oder in einem Stengel Wasser zuzuführen ist, so hat dieses nur einen kurzen Weg in dem minder leitungstüchtigen Verbindungsgewebe zurückzulegen, sowie auch nur eine begrenzte Zahl von Zellen durchwandert werden muss, um in einem Penicillium das aus dem Boden aufgenommene Wasser bis zu den Conidien zu führen.

In einem wie im anderen Falle verursacht der Wasserverlust, bezw. das dadurch erzeugte Energiepotential die Herbeiführung von Wasser zu den transspirirenden (verbrauchenden) Zellen. Indem die Zellen des Myceliums durch solche Rückwirkung dem Boden Wasser entreissen, veranlassen sie in diesem, wie eine jede andere locale Wasserentziehung, eine auf die Herstellung des Gleichgewichts hinzielende Wasserbewegung. In einem analogen Sinne wirkt die Entziehung von Wasser aus dem fibrovasalen Leitungssysteme, in dem ebenfalls eine jede Störung des Gleichgewichts eine Wasserbewegung hervorruft, die demgemäss auch eintritt, wenn einem freipräparirten Fibrovasalstrang ohne Mithilfe der umgebenden Parenchyme Wasser entzogen wird.

Wie freilich dieses selbstthätige Heben und Befördern in dem Leitgewebe zu Stande kommt, das ist noch nicht aufgehellt. Um so mehr ist stets zu beachten, dass den an das Leitgewebe anstossenden Geweben das Wasser in einem analogen Sinne geboten wird und zur Verfügung steht, wie bei Berührung mit dem Erd-

---

1) Siehe z. B. Westermaier, Bericht d. bot. Gesellsch. 1883, p. 371; Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1884, Bd. 48, p. 1110; Jahrb. f. wiss. Bot. 1884. Bd. 15, p. 627. Ueber Laminaria vgl. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 315.

boden, in welchem der durch den Entzug erzeugte Verlust durch Zuleitung von fernher gedeckt wird.

In jedem Falle handelt es sich um ein Nachsaugen von Wasser nach den Verbrauchsorten, ein Saugen, das sich, gleichviel ob mit oder ohne Vermittlung eines besonderen Leitsystems, rückwärts bis in die Wurzeln und in den wasserspendenden Boden fortsetzt. Demgemäss wird in Folge der Transspiration Wasser durch die Schnittfläche eines Zweiges eingesogen und bei der durch Fig. 26 versinnlichten Versuchsanstellung erhebt sich mehr und mehr das Quecksilber in dem Schenkel *a*[1]). Die gehobene Quecksilbersäule überschreitet, insbesondere bei Krautpflanzen gewöhnlich nicht 10—30 cm, weil dann häufig Luft durch die Zweige gesaugt wird. Wo solches erschwert ist, kommen auch höhere Wirkungen zu Stande und schon Th. Hartig sah das Quecksilber bis 76 cm steigen, als er Manometer mit Hilfe von Bohrlöchern in das Splintholz von Bäumen eingesetzt hatte. Eine solche Saugwirkung ist bei der kräftig transspirirenden Pflanze bis in die Wurzeln nachzuweisen und wenn sie gegen diese hin mit dem zunehmenden Wassergehalte im allgemeinen abnimmt, so ist doch, besonders bei Bäumen, aus naheliegenden Gründen (analog wie in Bezug auf die Gasspannung § 32) an den Manometern häufig ein unregelmässiges Steigen und Fallen der Saugwirkung zu beobachten[2]).

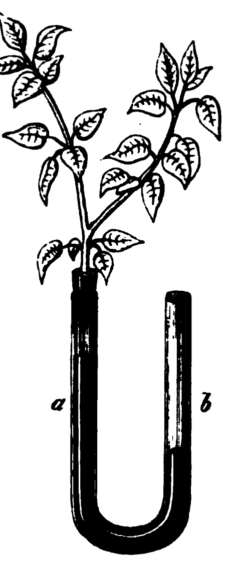


Fig. 26.

Mit diesen Erfahrungen, die schon von Hales der Hauptsache nach richtig interpretirt wurden, ist erwiesen, dass die Wasserbewegung in den transspirirenden Pflanzen nicht etwa durch eine von den Wurzeln aus wirkende Pumpkraft, d. h. durch den Blutungsdruck bewerkstelligt wird. Dieser tritt überhaupt erst nach voller Sättigung mit Wasser ein und demgemäss saugt die Schnittfläche des Stengels oder der Wurzel nach dem Decapitiren zunächst Wasser ein, bis dann nach kürzerer oder längerer Zeit die Wasserausscheidung durch Blutung beginnt. Uebrigens wird nicht in allen Pflanzen ein Blutungsdruck entwickelt (§ 41 ff.), der da, wo er vorhanden ist, gewöhnlich nicht ausreicht, um das Wasser bis in die Krone eines Baumes zu heben und im allgemeinen weniger Wasser aus einer Schnittfläche hervortreibt, als zur Deckung einer normalen Transspiration nothwendig ist[3]).

1) Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 26, 48 u. s. w.; Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 70; Th. Hartig, Bot. Ztg. 1861, p. 17 u. 1863, p. 280. (Ueber die anzubringenden Correctionen vgl. v. Höhnel, Ueber den negativen Druck der Gefässluft 1876, p. 6); Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1864, Bd. 44, p. 8 d. Separatabzugs; Böhm, Bericht d. bot. Gesellschaft 1889, Generalversammlg. p. 53 u. Botan. Centralblatt 1890, Bd. 42, p. 234; Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 782 (Vines, Annal. of Botany 1896, Bd. 10, p. 292).

2) Vgl. Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akadem. 1896, Bd. 34, p. 583.

3) Beispiele bei Hofmeister, Flora 1862, p. 107; Sachs, Lehrbuch III. Aufl., p. 598, u. Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 288.

Durch dieses rückwirkende Saugen wird also in den Wurzeln das Wasser in die Leitbahnen gerissen und damit werden zugleich in den diese umhüllenden Rindenparenchymen die Bedingungen für die Aufnahme von Wasser aus dem anstossenden Boden geschaffen. Zu solcher Aufnahme bedarf es demgemäss in dem Rindengewebe keiner activen einseitigen Beförderung, die natürlich, falls sie eingreift, begünstigend wirkt. Obgleich wesentlich nur die jüngeren Wurzeltheile für die Wasseraufnahme in Betracht kommen, so ist doch bei der Ansehnlichkeit der aufnehmenden Flächen nur eine langsame Wasserbewegung durch das Rindenparenchym nothwendig (§ 26.)

Ein solches Walten, durch das (analog wie bei der Stoffwanderung) der Entzug und das Bedürfniss zugleich den Nachschub von Wasser veranlassen, ist vollkommen zweckentsprechend und für die unerlässliche Selbstregulation durchaus nothwendig. Je nach der Lenkung der Transspiration wird also dem einen Blatt viel, dem anderen wenig oder gar kein Wasser zugeführt und, wie es sein muss, wird, wenn Bedarf ist, den Leitbahnen Wasser auch durch das Rindenparenchym, überhaupt an jeder beliebigen Stelle entzogen. Die Leitbahnen sind ausserdem befähigt, das Wasser in umgekehrter Richtung zu leiten, wie sich daraus ergiebt, dass Zweige sich frisch erhalten, wenn sie umgekehrt in Wasser gestellt sind, und dass ein Bäumchen nach dem Absägen des Hauptstammes durch einen mit einem anderen Baume verwachsenen Ast mit Wasser versorgt wird[1]). In der That scheint die umgekehrte Leitung gleich schnell von statten zu gehen, denn die beobachteten Verzögerungen finden ihre befriedigende Erklärung darin, dass das Wasser nach der Umkehrung in den Gefässbündeln nicht selten einen längeren Weg zu durchlaufen hat, um an das gleich weit entfernte Ziel zu gelangen[2]).

In den obigen Erwägungen ist es selbstverständlich, dass ein genügend trockener Boden (vergl. § 28) der turgescenten Wurzel Wasser entreisst und wenn Wasser durch Blätter oder Zweige zugeführt wird, so kann demgemäss eine continuirliche Wasserbewegung von diesen Aufnahmestellen zu dem trockenen Boden unterhalten werden.

Indess auch ohne Zufuhr und Abfuhr nach Aussen wird im Inneren der Pflanze eine den jeweiligen Anziehungswirkungen entsprechende Translocation von Wasser erzielt. So wird einer frei aufgehängten Kartoffelknolle durch die sich entwickelnden Triebe Wasser entrissen[3]) und ein frei in einem Glascylinder aufgehängter Spross von Sempervivum u. s. w. wächst noch lange an der Spitze fort, während die älteren Theile in Folge der Wasserentziehung schrumpfen[4]).

Durch die Transspiration wird zunächst der Zellwand Wasser entrissen, doch stellt sich in der einzelnen Zelle schnell der Gleichgewichtszustand zwischen Imbibition und osmotischer Energie her, so dass die Senkung der Turgorkraft zugleich die Energiegrösse anzeigt, mit welcher die Zelle bestrebt ist, Wasser

1) Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 77; Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p, 240; Cotta, Naturbeobachtungen über d. Bewegung d. Saftes 1806. p. 22; Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1868, Bd. 58, Abth. I, p. 7 d. Separatabzugs; Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 583 u. A.

2) Vgl. Strasburger, l. c., p. 583.

3) Nägeli, Sitzungsb. d. Bairischen Akad. 1861. I. p. 249.

4) Vgl. de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1833. Bd. I. p. 176 u. Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 511.

an sich zu reissen[1]). Mit dieser Energie wirken also die umgebenden Zellen gegen das wasserleitende Xylem, das in gut versorgten Pflanzen Wasser nur mit geringer Kraft zurückhält, da schon eine geringe Turgorsenkung in der Epidermis einen Nachstrom von Wasser veranlasst.

Natürlich kommt für die Wasseranziehung nur die Senkung des Turgors unter den Gleichgewichtszustand, nicht aber die absolute Höhe der Turgorkraft in Betracht. Jedoch ist es selbstverständlich, dass mit fortschreitendem Wasserverlust in einem Gewebe die Zellen mit geringerer osmotischer Energie bereits collabiren, während die Zellen mit höherer Energie noch straff erscheinen.

§ 35. Die Leitbahnen.

Dass die ausgiebige Wasserleitung durch das Xylem vermittelt wird, geht evident aus Experimenten hervor, die seit den kritischen Untersuchungen von Hales[2]) vielfach ausgeführt wurden. Wird nämlich durch eine entsprechende Operation die Continuität der Rinde und des Markes unterbrochen, so bleiben, trotz lebhafter Transspiration, die Blätter turgescent, obgleich an der Operationsstelle nur der Holzkörper den Uebergang von Wasser vermittelt. Ist aber der Holzkörper unterbrochen, während der Zusammenhang von Rinde und Mark erhalten blieb, so tritt das Welken ungefähr gleichschnell ein wie an einem abgeschnittenen Zweige und das gleiche erfolgt, wenn ein abgeschnittener Zweig nur durch die in Wasser tauchenden Rindenstreifen Wasser erwerben kann. Da derselbe Erfolg bei ansehnlicher Entwickelung von Bastfasern (z. B. Linde) oder von Collenchym[3]) eintritt, so sind also auch diese Elemente nicht zu einer ausgiebigen Wasserleitung befähigt. Ebenso vermag bei krautigen Pflanzen selbst ein mächtig entwickeltes Grundgewebe das schnelle Welken nicht zu verhüten, während einige dünnne Fibrovasalstränge ausreichen, um eine genügende Menge von Wasser zuzuleiten.

Da die Leitfähigkeit mit der Umwandlung in Kernholz verloren geht, so wird, je nach dem früheren oder späteren Eintreten dieses Processes, die Wasserleitung in Holzpflanzen nur durch einige oder durch zahlreiche Jahresringe besorgt. Bei Eiche, Kirsche, Kiefer u. s. w. genügt demgemäss ein mässig tiefer ringförmiger Einschnitt, um mit der Unterbrechung der Continuität des Splintes die oberhalb befindlichen Zweige zum Welken und Absterben zu bringen. Nach einer solchen Operation unterbleibt dagegen das Welken bei Buche, Birke und anderen Splintbäumen, in deren älteren Jahresringen Wasser also in zureichender Weise befördert wird[4]), obgleich mit dem Alter im allgemeinen die Leitfähigkeit im

1) Dieses Buch § 27: Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 258.

2) Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 76, 81 u. s. w.; Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 284; Knight, Philosophic. transact. 1801, II, p. 234 u. s. w. Weitere Lit. bei Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 515.

3) Vgl. J. Cohn, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 172.

4) Knight, Philosoph. transact. 1801, II, p. 349; Th. Hartig, Bot. Zeitung 1865, p. 268; R. Hartig, Ber. d. Bot. Ges. 1888, p. 222; Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 515 u. die an diesen Stellen cit. Lit.

Splinte abzunehmen scheint[1]). Uebrigens müssen auch bei den Palmen und bei gewissen nicht in die Dicke wachsenden Monocotylen dieselben Gefässbündel theilweise sehr lange die Leitfähigkeit bewahren. Auch ist noch nicht näher untersucht, ob und in welchen Grenzen etwa durch die zwangsweise Inanspruchnahme für die Wasserleitung die Functionstüchtigkeit des Splintes verlängert und das Verkernen verhindert wird.

Die einzelnen Elementarorgane des Xylems sind wieder von ungleichem functionellen Werthe und so ist es schon dieserhalb zu erwarten, dass Frühjahr- und Herbstholz bei der Wasserleitung in ungleichem Grade und anscheinend nicht immer in dem gleichen Sinne betheiligt sind[2]).

Nach den vorliegenden Erfahrungen spielen bei der Wasserbewegung jedenfalls Tracheen und Tracheiden eine Hauptrolle, während es noch nicht endgiltig entschieden ist, ob die Holzfasern[3]) oder andere Elementarorgane nur unterstützend oder anderweitig mitwirken. Vielleicht giebt es in dieser Hinsicht, sowie auch in Bezug auf die Tracheen und die Tracheiden graduelle Unterschiede. Möglicher Weise dienen gewisse dieser Elemente mehr der Fortleitung, andere mehr der Aufspeicherung von Wasser und offenbar wird in einzelnen dieser Leitorgane die Thätigkeit schon frühzeitig vorübergehend oder dauernd herabgesetzt.

In Uebereinstimmung mit anderen Erfahrungen führen zu den obigen Schlüssen die Versuche mit Lösungen von Farbstoffen, die durch Färbung die Holztheile in sehr demonstrativer Weise als Bahnen des Transspirationsstromes kennzeichnen. In der That werden die Farbstoffe durch die Wasserbewegung mitgerissen, wie sich klar daraus ergiebt, dass Indigocarmin, Eosin, Anilinblau ohne Mithilfe der Wasserverdampfung nur äusserst langsam aufsteigen, dagegen in der transspirirenden Pflanze schnell, bei lebhafter Transspiration sogar verhältnissmässig sehr schnell, in eben denjenigen Xylemtheilchen vordringen, welche durch die schon erwähnten Versuche als Bahnen der Wasserbewegung erkannt wurden.

Freilich verbreiten sich die Farbstoffe von den leitenden und zunächst herbeiführenden Bahnen mehr und mehr auf andere, also auch auf nichtleitende Elemente und Gewebe. Indess lassen die experimentellen Erfahrungen bei umsichtiger und kritischer Abwägung und Interpretation uns keinen Zweifel, dass die Farbstoffe zunächst mit dem Wasser in den Tracheen und Tracheiden fortgerissen werden. Es gilt dieses auch für diejenigen Farbstoffe, die lebende Zellen nicht schädigen und nicht durchwandern (Indigocarmin, Anilinblau u. s. w.), die also mit dem Wasserstrom in todten Elementen ihren Weg nehmen müssen.

In jedem Falle ist wohl zu beachten, dass thatsächlich alle Gewebe mehr oder minder gut Wasser aufnehmen und abgeben, dass aber die zu geringe Leitfähigkeit der Parenchyme u. s. w. die Schaffung eines besonderen Leitsystems forderte (§ 33). Die gute Leitfähigkeit dieses bringt es dann naturgemäss mit sich, dass bei Bedarf fast alles Wasser auf diesen Bahnen zugeführt

---

1) R. Hartig, l. c., Wieler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 82 u. Bericht d. Bot. Ges. 1888, p. 406; Strasburger, l. c., p. 592.

2) Vgl. Strasburger, l. c., p. 592; Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1892, Bd. 44, p. 927 u. die dort cit. Lit.

3) Vgl. Strasburger, Ueber das Saftsteigen 1893, p. 25; Schwendener, l. c. 1892, p. 930.

wird, da sich die saugende Wirkung in den schlecht leitenden Geweben nur sehr langsam ausbreitet.

Sofern also z. B. der jüngste Jahresring am besten leitet, wird dieserhalb in ihm das Wasser bevorzugt befördert. Falls nach dessen Unterbrechung die älteren Splintlagen den Bedarf zu decken vermögen, so wird die Beschleunigung der Wasserbewegung in diesen Bahnen offenbar durch die Erhöhung der Betriebskraft, also dadurch erreicht, dass durch die etwas vermehrte Senkung des Wassergehalts in den transspirirenden und den mit diesen verketteten Geweben ein höheres Energiepotential geschaffen wird.

Eine solche Erhöhung der Betriebsenergie ist ebenfalls nothwendig, um nach Verminderung des wirksamen Querschnittes, unter entsprechender Beschleunigung der Bewegung, dieselbe Wassermenge zu befördern. Wie aber die Ausflussmenge nur mässig durch eine locale Verengerung, etwa durch einen Wasserhahn, dagegen erheblich durch die Einschaltung eines langen engeren Rohrstückes beeinflusst wird, so ist es auch für die Wasserbewegung in der Pflanze von Bedeutung, ob in minder gut leitenden Bahnen ein kürzerer oder längerer Weg zurückzulegen ist.

Diese Verhältnisse und alle sich anschliessenden Consequenzen sind bei der Beurteilung der Wasserbewegung wohl zu berücksichtigen. Denn thatsächlich wechseln in den Wasserbahnen vielfach die Widerstände und bei Anschluss an andere Gefässbündel, bei dem Uebergang in Blätter u. s. w. wird die Besonderheit der Uebergangsstellen schon durch die Bauverhältnisse angezeigt. Wenn ferner z. B. nach Unterbrechung der jüngeren Jahresringe durch einen Sägeschnitt sich das ältere Splintholz als zureichend erweist, so folgt daraus nicht, dass dieses auch dann noch der Fall sein würde, wenn das Wasser nach Entfernung eines längeren Splintcylinders einen längeren Weg in dem älteren Splintholz zurückzulegen hätte.

Alle Erfahrung über schlecht leitende Elemente lehren eben nur, dass diese Elemente unter den obwaltenden Bedingungen durch den wirksamen Querschnitt nicht genügend Wasser zu befördern vermögen. Für die Inanspruchnahme in den transspirirenden Blättern reicht thatsächlich, wie es nothwendig ist, die Leitfähigkeit des Parenchyms aus. Ebenso vermag dieses in der Wurzel, bei der Grösse der aufnehmenden Oberfläche und also bei nur geringer Bewegungsschnelligkeit, den leitenden Gefässbündelelementen eine genügende Wassermenge aus dem Boden zuzuführen.

Der unerlässlichen Zweckmässigkeit entsprechend, bilden bekanntlich die Fibrovasalstränge ein zusammenhängendes System, in dem wiederum die trachealen Elemente zu zusammenhängenden Bahnen verkettet sind. Mit dem Fehlen dieser letzteren in den unvollkommenen Bündeln der Moose geht dem Stämmchen dieser kleinen Pflanzen die Fähigkeit ab, das Wasser genügend schnell zu befördern, um bei starker Transspiration ein Austrocknen zu verhindern[1]). Ferner pflegen in den submersen Phanerogamen, die eine ausgiebige Wasserbeförderung nicht beanspruchen, die trachealen Elemente verhältnissmässig zurückzutreten, während dieselben in ausgezeichneter Weise in den Schlingpflanzen ausgebildet

1) Vgl. Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 374; Vaizey, Annals of Botany 1887, Bd. I, p. 147.

sind, in deren dünnen Stamm eine ansehnliche Wassermenge auf weite Strecken befördert werden muss[1]).

Innerhalb der Grenzen der specifischen Fähigkeiten wird aber offenbar die Ausbildung der leitenden Elemente durch eine vermehrte Inanspruchnahme für den Wassertransport gefördert. Liegen auch keine allseitig befriedigenden, d. h. alle Factoren berücksichtigenden Versuche vor, so entsprechen doch den obigen Erwartungen die Experimente von Kohl[2]) sowie die Erfahrungen von Hartig[3]) und von Jost[4]). Denn diese Erfahrungen lehren, dass die Steigerung der Transspiration eine kräftigere Ausbildung des Holzkörpers bewirkt und dementsprechend ist der Holzkörper auch in den Land- und Wasserformen amphibischer Pflanzen ungleich ausgebildet[5].)

An dieser Stelle kann indess nicht näher auf die anatomischen Einrichtungen und Einzelheiten eingegangen werden[6]). Desshalb muss u. a. eine Beleuchtung der Anschlüsse zwischen den verschiedenen Gefässbündeln, zwischen den successiven Jahresringen[7]), zwischen dem primären und secundären Holz der Wurzel[8]), zwischen dem Propfreis und seiner Unterlage, zwischen Parasit und Wirthspflanze[9]) u. s. w. unterbleiben. Ebenso können nicht die Verbindungen besprochen werden, die es ermöglichen, dass den Leitbündeln Wasser durch die umgebenden Gewebe zugeführt, resp. diesen von den Leitbündeln geliefert wird[10]).

Für diese und andere Austauschvorgänge ist natürlich stets die Qualität der Zellwandung bedeutungsvoll und vielfach werden die Tüpfel bevorzugte Durchgangsstellen vorstellen. Doch ist nicht zu vergessen, dass auch die übrige Wandung durchlässig ist und vermöge der ansehnlicheren Grösse der wirksamen Fläche gelegentlich in Summa mehr leisten mag, als die Tüpfel (vgl. § 20 u. 21). In der That ist z. B. noch keineswegs entschieden, ob bei den Nadelhölzern die Ausbildung der ausgezeichneten Hoftüpfel mehr auf locale Festigung oder auf Austausch oder auf noch andere Ziele berechnet ist[11]).

Selbstverständlich ist es ein Ziel der Wissenschaft, die functionelle Bedeutung dieser und anderer Einrichtungen zu präcisiren. Das Bestreben aber un-

---

1) Westermaier u. Ambronn, Flora 1881, p. 417; H. Schenck, Beiträge zur Biolog. d. Lianen 1893, Bd. 2, p. 6.

2) Kohl, Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 116. Vgl. auch Wieler, Bot. Ztg. 1889, p. 549.

3) R. Hartig, Bericht d. Bot. Ges. 1888, p. 224; Bot. Ztg. 1892, p. 176.

4) Jost, Bot. Ztg. 1891, p. 546; 1893, p. 90.

5) Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 277; Constantin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 19, p. 287; Schenck, Berichte d. Botan. Ges. 1885, p. 481.

6) Näheres De Bary, Anatomie 1877; Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896; Strasburger, Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen 1891.

7) Nähres bei Gnentzsch, Flora 1888, p. 309; Strasburger 1891 u. Saftsteigen 1893, p. 22; Schwendener, Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1892, Bd. 44, p. 928; Jahn, Bot. Centralblatt 1894, Bd. 59, p. 360.

8) Strasburger 1891, l. c., p. 503.

9) Vgl. Peirce, Annals of Botany 1893, VII, p. 291.

10) Ausser den oben citirten allgemeinen Schriften vgl. über Wurzeln Siedler, Cohn's Beiträge z. Biologie von 1887, Bd. 5, p. 405.

11) Russow, Botan. Centralbl. 1883, Bd. 13, p. 134; Schwendener, l. c., 1892, p. 938; Strasburger, l. c., 1891, p. 473, 768; 1893, p. 25, 82 u. s. w.

mittelbar aus dem sichtbaren Bau in Anschluss an irgend eine Theorie die functionelle Bedeutung zu deduciren, führt erfahrungsgemäss gar oft zu einseitigen oder irrigen Schlüssen. Beispielsweise mag in unserem speciellen Falle daran erinnert werden, dass Godlewski (§ 36) aus der anatomischen Anordnung ein Argument für seine Theorie der Wasserbewegung abzuleiten suchte, während Strasburger gerade umgekehrt (und mit gleichem Rechte) aus dieser Anordnung entnehmen zu können glaubte, dass bei der Wasserbewegung eine vitale Action nicht mitwirke. Uebrigens ist wohl zu beachten, dass thatsächlich der Bau die Wasserbewegung nach beiden Richtungen gestattet und gestatten muss.

Die seitlichen Verbindungen der Gefässbündel ermöglichen ferner eine reichliche Wasserbewegung in schiefliniger Bahn, wie das aus Versuchen hervorgeht, die seit Hales, Duhamel vielfach angestellt wurden[1]. Bringt man nämlich an Zweigen von Eiche, Tanne etc. zwei entgegengesetzt gerichtete und bis über die Mitte gehende Einschnitte an, so wird doch den Blättern genügend Wasser zugeführt, dessen krummliniger Weg innerhalb des Operationsgebietes sich bei Verwendung von Farbstofflösungen sichtbar machen lässt. Sind aber, wie bei Ficus elastica, die seitlichen Verbindungen unvollkommen ausgebildet, so kann ein solches Einschneiden das Welken bewirken[2].

Schon wegen der Längsstreckung der leitenden Elemente ist im allgemeinen die Wasserleitung in der Längsrichtung bevorzugt, wie sich auch durch geeignete Versuche mit Farbstofflösungen darthun lässt[3]. Aus diesen und anderen Gründen pflegt die schieflinige Leitung etwas erschwert zu sein und in der That tritt desshalb bei der Eiche ein Welken der Blätter ein, wenn hinter einander eine grössere Zahl von alternirenden Einschnitten angebracht ist.

Versuche mit Farbstoffen. Zur Ermittelung der Wasserbahnen wurde seit Magnol (1709) und de la Baisse (1733) das Aufsaugen farbiger Lösungen und späterhin von Unger, Rauwenhoff u. s. w. auch solcher Stoffe verwandt, deren Verbreitung sich durch ein Reagens nachweisen lässt[4]. Freilich hat diese wichtige Methode in Folge unkritischer Handhabung oft zu irrigen Schlüssen geführt. Vor allem muss wohl beachtet werden, dass die Farbstoffe, wie das Wasser, sich von den zuführenden Elementen nach allen zugänglichen Punkten ausbreiten und dass schliesslich am intensivsten diejenigen Wandungen und Zellen gefärbt werden, welche den Farbstoff speichern, auch wenn dieselben gar nicht als Wasserleitungsbahnen functioniren[5]. Um zu Schlussfolgerungen zu

---

1) Lit. bei Strasburger, Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 595. Ueber Krautpflanzen vgl. Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, p. 322.

2) Strasburger, Saftsteigen 1893, p. 34.

3) Th. Hartig, Bot. Zeitg. 1853, p. 313; Wieler, Forst- u. Jagdztg. 1891, p. 278; Strasburger 1891, l. c.; K. E. F. Schmidt, Abhandlg. der Naturf.-Gesellsch. zu Halle 1893, Bd. 19, p. 85. — Andere dahin zielende Experimente bei Wiesner, Unters. über d. Bewegung d. Imbibitionswassers 1875, p. 10 etc. (Separatab. a. Sitzungsb. der Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I).

4) Vgl. Treviranus, Physiol. 1835, Bd. I, p. 285; Mohl, Zelle 1851, p. 73; Sachs, Gesch. d. Bot. 1875, p. 522; Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 535.

5) Beispiele u. a. bei Sachs, Unters. d. Bot. Instit. in Würzburg 1878, Bd. II, p. 150. — Vgl. auch Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1892, Bd. 44, p. 925.

berechtigen, muss also die Abhängigkeit der Farbstoffverbreitung von der Wasserbewegung dargethan und das erste Auftreten in Folge solcher Zuführung controlirt werden.

Zur Demonstration benutzt man vortheilhaft weisse Blüthen (Crocus, Iris, Lilium, Primula sinensis u. s. w.). Bringt man z. B. die abgeschnittenen Stiele der Blüthen oder Blüthenstände in eine tiefblaue Lösung von Indigocarmin, so kann man in den transspirirenden Objecten nach einiger Zeit die beginnende und fortschreitende Färbung der Fibrovasalstränge verfolgen. Bei Versuchen mit Zweigen u. s. w. muss das Vordringen des Farbstoffes an Querschnitten ermittelt werden. Zu Versuchen mit Holzpflanzen sind Eiche oder Linde und ist die Benutzung von Eosin oder Indigocarmin zu empfehlen, während Methylenblau, Fuchsin und einzelne andere Farbstoffe aus noch anzudeutenden Gründen minder geeignet sind[1]).

Dass aber in der That der Farbstoff durch den Wasserstrom mitgerissen wird, ergiebt sich daraus, dass derselbe in den stark transspirirenden Pflanzen in 1 Stunde in der Richtung des Transspirationsstromes sehr gewöhnlich 0,5 bis 3 m vorwärts rückt, während er ohne Transspiration in derselben Zeit nur 1 cm oder wenig mehr vorzudringen pflegt. Dabei ist vorausgesetzt, dass die Pflanzen zuvor mit Wasser gesättigt waren, und in jedem Falle müssen die abgeschnittenen Stengel mindestens $^1/_2$ bis 1 Stunde in Wasser verweilt haben, damit nicht diejenigen Erfolge beobachtet werden, welche beim Oeffnen der trachealen Elemente durch die negative Gasspannung und das hierdurch bewirkte Einsaugen der Lösung verursacht werden[2]).

Intacte Pflanzen[3]) eignen sich weniger zu solchen Versuchen, da die Farbstoffe durch das lebendige Rindengewebe der Wurzeln viel schwieriger zu den leitenden Gefässbündelelementen gelangen als Wasser. Denn während Wasser quer durch die lebendigen Zellen passirt, vermögen diejenigen Körper, die nicht aufgenommen werden (Indigocarmin, Anilinblau, Nigrosin), nur innerhalb der Wandungen vorzurücken und bei der geringen Querschnittsfläche dieser werden sie nachweislich relativ langsam und wenig ausgiebig befördert[4]). Die in den Protoplasten eindringenden Farbstoffe (Methylenblau u. s. w.) passiren die Zellen ungleich langsamer als Wasser. Ausserdem wirken die aufnehmbaren Farbstoffe (auch Eosin) im allgemeinen schon bei sehr grosser Verdünnung giftig und wenn dadurch das Vordringen erleichtert wird, so bringen doch andere Ursachen (Speicherung u. s. w.) zum Theil sehr erhebliche Hemmungen hervor.

Bei derartigen Versuchen ist in Holzpflanzen zu erkennen, dass die Farbstoffe am schnellsten in dem am besten leitenden Splintholz fortgeführt werden, in diesem aber zunächst in Tracheen und Tracheiden erscheinen und sich von diesen Elementen aus bald in die Umgebung verbreiten. Dieses Resultat wird sowohl mit Indigocarmin erhalten, der nicht nennenswerth gespeichert wird und bei der zulässigen Verwendung der tief gefärbten gesättigten Lösung die Erkennung des ersten Eintreffens erleichtert, als auch mit dem von

---

1) Siehe Strasburger, l. c., p. 531, 566.

2) Vgl. § 32. — Ferner Sachs, Arbeit. d. Bot.-Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 157; Strasburger 1891, l. c., p. 589.

3) In jüngerer Zeit operirte auch mit solchen z. B. Wieler, Jahrbüch. für wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 119.

4) Vgl. über dieses u. das Folgende § 15, 16 u. s. w. Ebenda sind meine Versuche mit Farbstoffen (Unters. a. d. Bot. Instit. zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 268) mitgetheilt.

Strasburger zumeist benutzten Eosin, das in den Wandungen der trachealen wie aller verholzten Elemente gespeichert wird [1]).

Wir können hier nicht darauf eingehen, dass, wie nicht anders zu erwarten, in einzelnen Tracheen und Tracheiden auch nach den Farbstoffversuchen das Wasser schneller fortgeleitet wird, als in anderen [2]). In jedem Falle sagen die Farbstoffversuche für sich nur aus, dass das Wasser in den genannten Elementarorganen schnell geleitet wird. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass in anderen dem Farbstoff zugänglichen Elementen das Wasser gleichfalls, wenn auch langsamer fortrückt. Lebende Parenchyme, die einen Farbstoff nicht passiren lassen, würden aber nach solchen Versuchen als inactiv auch dann erscheinen, wenn durch sie eine lebhafte Wasserbewegung stattfände. Letzteres trifft freilich nach anderen bereits mitgetheilten Erfahrungen nicht zu. Wohl aber werden die trachealen Elemente noch durch anderweitige Versuche, z. B. durch die Injection mit Leimgallerte, als die bevorzugten Wasserbahnen gekennzeichnet.

Die markirende Bedeutung der Farbstoffexperimente wird nicht dadurch vermindert, dass das Wasser mehr oder minder vorauseilt. Diese bekannte Thatsache, die man z. B. bei Eintauchen von Fliesspapier in Lösungen von Anilinfarben beobachtet, ist die nothwendige Consequenz der Fixirung (Absorption u. s. w. vgl. § 28) einer gewissen Farbstoffmenge, die zur Folge hat, dass die Lösung erst nach der Sättigung unverändert passirt. Bei solchem Verhalten wird also durch die Farbstoffversuche nicht die volle Schnelligkeit der Wasserbewegung angezeigt. Indess ist die Differenz bei Verwendung von Indigocarmin oder Eosin nicht allzu gross und nicht wesentlich ansehnlicher als bei Lithium, das in den Holzwandungen nicht bemerklich fixirt wird. Des stärkeren Zurückbleibens halber sind Methylenblau, Fuchsin u. s. w. für die beschriebenen Versuche weniger geeignet [3]).

Schnelligkeit der Wasserbewegung. Das Fortrücken des spektroskopisch leicht nachweisbaren Lithiums wurde in kritischer Weise von Sachs [4]) zu Schlüssen auf die Bewegungsschnelligkeit von Wassertheilchen in der Leitungsbahn transspirirender Pflanzen benutzt. Indem die Erde der Blumentöpfe mit 1—3 proc. Lösung von Lithiumnitrat bis zur Sättigung begossen wurde, ergaben sich Bewegungsschnelligkeiten von 0,18—2,1 m für 1 Stunde. Aehnliche Werthe wie diese Experimente mit intacten Pflanzen lieferten für die meisten Pflanzen die Versuche Strasburger's [5]) mit abgeschnittenen Stengeln, in denen besonders der Aufstieg von Eosin als Reagens diente. In solchen Pflanzen, die auf

---

1 Die fehlerhafte Methodik und d. Irrthümer Bokorny's Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 496 wurden durch Hansen Flora 1890, p. 270 und Strasburger (Leitbahnen 1891, p. 557) genugsam gekennzeichnet.

2 Wieler, Jahrbuch f. wiss. Botan. 1888, Bd. 19, p. 566; Strasburger 1891, l. c., p. 566.

3 Lit. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. I, p. 573; Goppelsröder, Ueber Capillaranalyse 1889; Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 157; Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 550.

4 Sachs, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 148. — Lithium wurde schon angewandt von Mac Nab, Transact. of the bot. Society of Edinburgh 1871, Bd. 11, p. 45 u. Transact. of the R. Irish Academy 1874, p. 343, sowie von Pfitzer Jahrbüch. f. wiss. Botan. 1877, Bd. 11, p. 177. — Von Pfitzer wurden auch Salze des Thalliums, von Mac Nab solche des Caesiums benutzt. — Ueber die giftigen Eigenschaften des Lithiums § 72 und die Vertheilung dieses in der Pflanze vgl. auch Gaunersdorffer, Versuchsstat. 1887, Bd. 34, p. 171.

5 Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 588.

schnelle Wasserbewegung angewiesen sind, wurde sogar bei normaler Transspiration ein Fortrücken bis zu 6 m heobachtet (Bryonia, Cucurbita). Diese Resultate gelten für Versuche, in welchen die abgeschnittenen Stengel zuvor genügend lange in Wasser eingestellt worden waren, denn wenn unmittelbar nach dem Zerschneiden noch das durch die negative Gasspannung verursachte Einsaugen mitwirkt, kann das Fortrücken der gelösten Körper mehr als doppelt so gross ausfallen [1]).

Eine solche Bewegungsschnelligkeit, die z. B. gegenüber den Plasmaströmungen recht ansehnlich ist, kommt also mindestens in einzelnen Elementen zu Stande und ohne Frage ist durch starke Transspiration, überhaupt unter günstigen Bedingungen, eine noch ansehnlichere Beschleunigung möglich. In den verschiedenen leitenden Elementen wird aber, wie schon in diesem Paragraphen betont ist, das Wasser sich sicher ungleich schnell fortbewegen und Verengerung oder Erweiterung der Leitbahn werden ohne Frage Einfluss auf die maximale und mittlere Bewegungsschnelligkeit haben. So lange man aber nicht die Grösse der real wirksamen Querschnittsfläche der Leitbahnen kennt, lässt sich für einen gegebenen Wassernachstrom die mittlere Bewegungsschnelligkeit nicht präcisiren. Da aber z. B. die wirksame Fläche in dem Gefässbündel des Stengels einer Sonnenrose offenbar nicht sehr ansehnlich ist, so muss das Wasser immerhin schon mit einer ansehnlichen mittleren Schnelligkeit passiren, um die 0,865 Kilo Wasser nach oben zu befördern, die eine Sonnenrose in einem Versuche von Hales während 12 Stunden als Wasserdampf abgab [2]). In dem Stamme einer Buche muss das Wasser nach einer Calculation Schwendener's [3]) täglich mit einer Durchschnittsschnelligkeit von 2 m vorrücken, um den mittleren Verdampfungsverlust während der Sommermonate zu decken.

§ 36. Mechanik des Wassertransportes.

Auf welche Weise und mit welchen Mitteln das Wasser in den gekennzeichneten Bahnen so schnell und bis in die Gipfel der höchsten Bäume befördert wird, ist bis dahin noch nicht befriedigend aufgeklärt. Leider ist auch noch nicht endgiltig die für die Einengung des Problems so wichtige Frage entschieden, ob die Mitwirkung lebendiger Zellen für die Erhaltung der Wasserbewegung in den Leitbahnen völlig entbehrlich ist.

Allerdings hat Böhm [4]) gezeigt, dass einem reichlich transspirirenden lebenden Sprosse durch ein abgetödtetes längeres Stengelstück für 1 bis einige Tage genügend Wasser zugeführt wird, und Strasburger [5]) hat dasselbe für Stengel und Baumstämme dargethan, die bis 12 m hoch und theilweise durch Hitze, theil-

---

1) Beispiele bei Pfitzer, l. c., p. 213; Strasburger, l. c. — Vgl. die Kritik bei Sachs, l. c., p. 171.

2) Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 3 u. 10. Vgl. auch Sachs, l. c., p. 138.

3) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, Bd. 34, p. 584.

4) Böhm, Bericht d. Bot. Ges. 1889; Generalvers. p. 55; 1892, p. 622; 1893, p. 203. Beobachtungen, in denen Stämme durch Aufnahme von Eisenlösungen getödtet wurden, hat schon Th. Hartig (Bot. Zeitg. 1853, p. 313) mitgetheilt.

5) Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 645; Ueber das Saftsteigen 1893, p. 11.

weise durch Aufnahme von Giften getödtet waren. Indess ist bei der Interpretation dieser Thatsachen nicht einmal die nahe liegende Frage discutirt, ob nicht in irgend einer Weise die Mitwirkung lebendiger Zellen nothwendig ist, um in den für sich todten Wasserbahnen auf die Dauer den leitungsfähigen Zustand zu erhalten[1]. In diesem Sinne, und nicht, wie schlechthin geschah, durch Verstopfung und andere Veränderungen, würde z. B. das allmähliche Ausklingen der Leitfähigkeit zu deuten sein, falls diese durch Wasserinjection immer wieder für gewisse Zeit hergestellt werden kann. Ein solches Verhalten ist sogar wahrscheinlich, da nach Strasburger[2] die auf verschiedene Weise getödteten und ausgetrockneten Sprosse nach der Injection mit Wasser wiederum für gewisse Zeit leitfähig sind. Im Zusammenhang hiermit muss auch noch geprüft werden, ob die Leitfähigkeit des Kernholzes nur durch Verstopfung etc. der trachealen Bahnen[3] oder auch durch das Absterben der bisher lebendigen Zellen aufgehoben wird.

Andererseits ist ein wirklicher Beweis für die Mitwirkung einer vitalen Action bei der Fortbewegung des Wassers in den fertig geschaffenen Leitungsbahnen nicht erbracht[4]. Ein solches Argument aus der Unmöglichkeit einer anderen Erklärungsweise ableiten zu wollen, ist aber eine missliche Sache, da in so verwickelten Verhältnissen gar leicht etwas unmöglich oder unzulässig erscheint, weil maassgebende oder mitwirkende Factoren und Bedingungen übersehen oder nicht genügend berücksichtigt werden. Etwas derartiges dürfte auch in unserem Falle vorliegen, da das Wasser wohl sicherlich seinen ganzen Weg in todten Elementarorganen zu durchlaufen vermag. Zu einem solchen Schlusse zwingt, wie schon hervorgehoben wurde, die Erfahrung, dass Farbstoffe schnell mit dem Wasser steigen, die in lebendige Zellen gar nicht eindringen und darunter auch solche, die, wie Indigocarmin, in keiner Weise schädigen. So gut wie diese Farbstoffe muss eben auch das dieselben mitreissende Wasser in todten Bahnen in die Höhe steigen, ohne also lebende Zellen zu passiren, die innerhalb der Steigbahn durch Blutungsdruck oder dergl. eine Hebung auf höheres Niveau bewerkstelligen könnten. Eine Benutzung solcher Bahnen ist also auch dann nöthig, wenn etwa lebensthätige Zellen durch Injection oder auf andere Weise die Leitungsbedingungen in den todten Elementen schaffen oder erhalten, oder wenn ein Theil des Wassers durch lebende Zellen befördert und gehoben wird.

Schon aus den mitgetheilten Thatsachen ergiebt sich, dass sich die Wasserbewegung in den trachealen Elementen, und zwar unter Mitbenutzung des Lumens dieser, abspielt. Das wird ausserdem in schlagender Weise durch die Erfolge einer Injection mit einer erstarrenden Masse erwiesen. Wird nämlich ein Spross von der Schnittfläche aus mit flüssiger Gelatine oder mit Cacao-

---

1) Ueber andere Bedenken vgl. Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1892, Bd. 44, p. 932.

2) Strasburger, l. c., 1891, p. 657.

3) Ueber solche Verstopfungen siehe Wieler, Biolog. Centralblatt 1893, Bd. 13, p. 586.

4) Das Verhalten bei niedriger Temperatur (vgl. Schwendener, Sitzungsb. der Berlin. Akad. 1892, Bd. 44, p. 945), kann nicht herbeigezogen werden. Denn die Hemmung der Fortleitung innerhalb der Leitbahnen scheint rein physikalisch erklärbar zu sein. Vgl. § 37.

butter oder mit Paraffin auf 1/2 oder einige Centimeter injicirt, so tritt nach dem Erstarren dieser Körper das Welken in ähnlicher Weise ein wie an einem Sprosse, der nicht in Wasser eingestellt ist[1]). In der Wandsubstanz vermag sich also das Wasser selbst auf eine mässig lange Strecke nicht mit genügender Schnelligkeit zu bewegen und ebenso rücken in solchen injicirten Präparaten die Farbstoffe nur sehr langsam aufwärts[2]).

Dementsprechend wird, wie Kohl[3]) darthat, Welken herbeigeführt, wenn das Lumen der trachealen Bahnen durch genügendes Anziehen einer Klemmschraube auf eine gewisse Strecke geschlossen wird, während nach dem Nachlassen des Druckes Wasser wiederum in genügender Menge zu den transspirirenden Theilen gelangt.

Es sei noch besonders hervorgehoben, dass flüssige Gelatine die Wasserbewegung nicht hemmt und dass demgemäss die Wasserbewegung durch Wiederverflüssigung der injicirten Gelatine (durch Erhöhung der Temperatur auf etwa 30—32° C.) wieder hergestellt wird. Da ferner die Gelatine, abgesehen von den hier nicht in Betracht kommenden Intercellularen, nur in die geöffneten todten Elemente, auf weitere Strecke also nur in Tracheen und Tracheiden eventuell auch in Bastfasern etc. eindringt, so wird durch diese Versuche bestätigt, dass alle übrigen Elemente, insbesondere also auch alle lebendigen Gewebe nicht in genügender Weise Wasser zu befördern vermögen.

Schon durch die mitgetheilten Thatsachen ist die von Sachs[4]) vertretene Annahme widerlegt, dass die schnelle Wasserbewegung innerhalb der Wandsubstanz verholzter Zellwände ausgeführt werde. Die aussergewöhnliche Leitfähigkeit, die Sachs desshalb für diese Wandungen voraussetzen musste, besteht factisch nicht, wie wiederum die Injections- und Quetschversuche beweisen. Die Leitfähigkeit müsste aber in der That ganz eminent sein, da, wie dargethan (§ 33), schon ein geringes Energiepotential ausreicht, und demgemäss schon durch eine sehr geringe Betriebskraft alle die Filtrationswiderstände in der Wandung überwunden werden müssten, die sich auf einer Wegstrecke von 20 und mehr Meter entgegenstellen. Nach diesen und anderen Erwägungen kann also das Wasser in der Wandsubstanz unmöglich mit solcher Schnelligkeit transportirt werden, wie es zur Deckung des Transspirationsverlustes nöthig wäre, obgleich that-

---

1) Nachdem Elfving (Bot. Ztg. 1882, p. 714) und Vesque (Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 19, p. 188) mit Cacaobutter, Scheit (Bot. Zeitg. 1884, p. 201) mit Gelatine operirt hatten, wurden solche Versuche in kritischer Weise mittelst Gelatine von Errera (Bot. Ztg. 1886, p. 16) ausgeführt. — Bestätigungen lieferten Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 541 (Gelatine), sowie Dixon und Joly, Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 408 (Gelatine u. Paraffin).

2) Dixon u. Joly, l. c. Diese zeigten auch, dass nach Injection mit Paraffin das H_2O sich thatsächlich, aber nur sehr langsam in den trachealen Wandungen bewegt.

3) Kohl, Botan. Zeitung 1885, p. 522 u. Transspiration d. Pflanzen 1886, p. 118; F. Darwin u. Philipps, Proc. of the Cambr. Phil. Soc. 1886, Bd. 5, p. 364; Strasburger l. c., p. 603. — Durch Einknicken wird, wie Russow (Botan. Centralbl. 1883, Bd. 13, p. 99) darthat (vgl. auch Godlewski, Jahrb. für wiss. Botan. 1884, Bd. 15, p. 628) das Lumen der Regel nach nicht geschlossen und demgemäss hat Dufour (Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 41) aus solchen Experimenten mit Unrecht einen Beweis für die Imbibitionstheorie abzuleiten gesucht.

4) Sachs, Arbeit d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 148 u. p. 291; Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 201.

sächlich die Imbibitionskräfte (§ 12) ausreichen, um Wasser noch höher als bis zum Gipfel der höchsten Bäume zu heben[1]).

Nun sind aber in der transspirirenden Pflanze die als Wasserbahn gekennzeichneten trachealen Elemente mit einer Kette von Wassersäulchen und Luftblasen erfüllt (Jamin'sche Kette[2]). Das Wasser muss also entweder durch Fortbewegen dieser Luft-Wasserkette oder, bei relativer Ruhe der Luftbläschen, dadurch befördert werden, dass es innerhalb der Wandung oder zwischen dieser und den Luftbläschen von Wasser- zu Wassersäulchen wandert[3]). Mag nun auch ein Fortströmen der Luft-Wasserkette mitwirken, die thatsächlich schon durch geringen Ueberdruck bewegt wird[4]), so kann doch die hauptsächliche Wasserbewegung auf solche Weise nicht vermittelt werden. Denn bei dem schwierigen Durchgang der Luft durch die Wandungen (§ 32) und bei der theilweise mässigen Länge der Tracheen und Tracheiden (§ 32) würde durch einseitige Anhäufung der Luft gleichzeitig an vielen Punkten eine Hemmung der Wasserbewegung geschaffen.

In der That sprechen verschiedene Beobachtungen dafür, dass die übrigens veränderlichen Luftblasen während der einseitigen Wasserbewegung in relativer Ruhe verharren[5]). Ob aber das Wasser von Säulchen zu Säulchen vorwiegend innerhalb der Wandung oder zwischen dieser und dem Luftbläschen befördert wird, ist derzeit nicht zu entscheiden. Ja man vermag nicht einmal mit Sicherheit zu sagen, welche Mächtigkeit diese Wasserschicht — sie möge Adsorptionsschicht genannt sein — erreicht und welche Widerstände bei einer Massenbewegung in derselben zu überwinden sind. An dieser Stelle verbietet sich eine Discussion dieser und anschliessender Fragen, doch sei darauf hingewiesen, dass unter den gegebenen Bedingungen die Dicke der Schicht, den Bereich der von der Membranfläche ausgehenden energischen Molecularwirkung überschreiten kann, dass ferner aus den so oft überraschenden Erfolgen der Oberflächenspannungen auch bekannt ist, dass z. B. in einem sehr dünnen Flüssigkeitshäutchen bei entsprechendem Energiepotential eine schnelle Fortbewegung erzielt wird.

Mit der Vergrösserung des Abstands der Wassersäulchen wird die Wasserbewegung jedenfalls erschwert und dem entsprechend tritt Welken ein, wenn mit Senkung des Wassergehaltes im Holze (§ 33) die Länge der Luftbläschen in der fortbestehenden Kette zu ansehnlich wird. Offenbar ist es aber für die Leitungsbedingungen und die Wasserbeförderung durchaus nicht einerlei, ob eine gegebene Luftstrecke continuirlich ist oder ob durch Einschaltung von

---

1) Siehe u. a. Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 15, p. 602; Schwendener, Sitzungsb. d. Berliner Akad. 1886, Bd. 34, p. 591; Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 258.

2) Aus der § 32 genannten Literatur ist zu ersehen, dass diese Jamin'sche Kette auch bei grösserer Wasserarmuth fortbesteht.

3) Eine Destillation in zureichender Weise ist ausgeschlossen. Vgl. z. B. Dixon u. Joly, Annal. of Botany 1895, Bd. 9, p. 419.

4) Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1892, Bd. 44, p. 916; Steinbrinck, Bericht d. Bot. Ges. 1894, p. 128.

5) Beobachtungen und Lit. bei Strasburger, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891 u. Ueber das Saftsteigen 1893, p. 80; Schwendener, Sitzungsb. d. Berliner Akad. Bd. 34, p. 591 und 1892, Bd. 44, p. 920; Askenasy, Ueber das Saftsteigen 1895, p. 17. (Sep. a. d. Verhdlg. d. naturh. Vereins in Heidelberg.)

Wassersäulchen eine Zerlegung in Theilstrecken, also ein geringerer Abstand zwischen je zwei Säulchen hergestellt ist. Ueber die Bedeutung dieser und anderer Verhältnisse fehlen bestimmte Untersuchungen. In den normal mit Wasser versorgten transspirirenden Holzpflanzen wurde von Schwendener[1]) für die Wassersäulchen eine Länge von 0,1—0,5 mm, für die mit negativ gespannter Luft erfüllten Strecken eine Länge bis zu 1 mm gefunden.

Der Einfachheit halber durften diese Erörterungen auf die thatsächlich vorkommende Fortbewegung in einer einzelnen, resp. in aneinander gereihten Tracheen oder Tracheiden beschränkt werden, da sich aus diesen Grundzügen die Normen für die Beurtheilung einer transversalen Wasserbewegung ergeben. Auf einzelne Besonderheiten der transversalen Bewegung kann nicht eingegangen werden. Auch ist z. B. zur Zeit nicht zu sagen, ob vielleicht für die Erreichung des Hauptzieles von Bedeutung ist, dass durch entsprechende Lagerung der Wassersäulchen in den aneinander stossenden trachealen Elementen (unter Durchwanderung der trennenden Wandung) eine continuirliche Wasserbahn hergestellt wird, ob ferner etwa die Grössenänderungen und Verschiebungen der Luftbläschen und Wassersäulchen in solchen oder anderen Transportverhältnissen eine Rolle spielen. Uebrigens wird nach den früher (§ 34) mitgetheilten Erfahrungen das Wasser schneller in longitudinaler, als in transversaler Richtung geleitet.

Eine genügende Einsicht in den Gang und die Ursachen der Wasserbewegung ist also noch nicht gewonnen. Falls aber vitale Actionen nicht mitspielen, ist dieses negative Resultat nur ein Zeugniss für die unzureichende Erkenntniss und Berücksichtigung der maassgebenden Bedingungen. Allerdings würde die Hubhöhe einer Jamin'schen Kette in einem entsprechenden Capillarsysteme (nach den gewöhnlichen Capillargesetzen) bis auf 142 m, also so weit reichen, als für die höchsten Bäume erforderlich ist. Die hierzu nöthigen Voraussetzungen sind aber nicht in den trachealen Bahnen erfüllt, für welche sich, unter thunlichster Berücksichtigung der gebotenen Bedingungen im höchsten Falle eine Steighöhe bis zu 50 m ergiebt[2]).

Im Anschluss an die gewaltige innere Cohäsion des Wassers, welche da, wo eine Trennung des Wasserfadens durch Verschiebung und Drehung der Theilchen vermieden ist, einen Zerreissungswiderstand bis über 50 Atmosphären erreicht[3]), suchten in jüngster Zeit Dixon und Joly[4]), sowie Askenasy[5]) die Hebung und den Nachschub des Wassers in den trachealen Bahnen verständlich zu machen. Ehe freilich von einer Erklärung auf diesem Boden die Rede sein kann, müsste den wirklich obwaltenden Verhältnissen besser Rechnung getragen werden. Eine kritische Beleuchtung kann hier nicht angestellt werden, doch sei darauf aufmerksam gemacht, dass in den trachealen Bahnen die abschliessen-

1) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, Bd. 34, p. 567; 1893, Bd. 40, p. 842.

2) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1892, Bd. 44, p. 916; 1893, Bd. 40 p. 835; Steinbrinck, Ber. d. Bot. Ges. 1894, p. 127.

3) Vgl. Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. 1, p. 243.

4) Dixon u. Joly, Philosophic. Transact. 1895, Bd. 186, p. 563 ,Proceed. of the Irish Acad. 1896, Bd. 3, p. 767 ; ferner Annals of Botany 1896, Bd. X, p. 630.

5) Askenasy, Ueber d. Saftsteigen 1895. Separat. a. Verhdlg. des naturh.-med. Vereins in Heidelberg u. ebenda 1896.

den Wandungen ebenso leicht Wasser (auch Luft) aufnehmen als abgeben und dass der negative Zug einer continuirlichen Wassersäule unvermeidlich auf Einsaugen von Wasser, also auf eine abwärts zielende Wasserbewegung hinarbeiten müsste. Auch sind mit den Luftblasen die Bedingungen für ein leichteres Zerreissen des Wassers gegeben und die beachtenswerthen Experimente von Dixon und Joly[1]) haben nicht den Beweis erbracht, dass thatsächlich die Wasserfäden in den trachealen Elementen der Zerreissung besonders hohe Widerstände entgegensetzen.

Andererseits kann den Gasspannungen keine principielle Bedeutung zukommen, wenn sich die Wasserbewegung auch ohne Druckdifferenzen, also auch im luftleeren Raume vollzieht. Dafür sprechen in der That die Versuche, nach denen weder eine Verdünnung[2]) noch ein Ueberdruck[3]) der Luft die Wasserbewegung hemmt. Die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung vorausgesetzt, würde also die negative Gasspannung in den trachealen Elementen nur in regulatorischer Weise, aber desshalb doch bedeutungsvoll mitzuwirken haben[4]). Indess darf nicht vergessen werden, dass sich die Elemente bei genügender Wassermenge, auch im luftleeren Raume, mit Wasser füllen und, dass nach Ausgleichung der negativen Spannung, eine wegzulösende Luftblase nunmehr die gänzliche Anfüllung mit Wasser verlangsamt. Thatsächlich kommt es bei Krautpflanzen etc. zu totaler Füllung der Tracheen und Tracheiden mit Wasser[5]). Ob aber eine solche Füllung bis in den Gipfel hoher Bäume erreichbar ist, oder ob in den trachealen Bahnen ununterbrochene Wasserfäden von solcher Höhe nicht bestehen können, ob also in diesem Falle die Constituirung der Luftwasserkette eine Nothwendigkeit ist, bildet eine wichtige, aber noch nicht endgiltig entschiedene Frage.

In dieser skizzenhaften Zusammenfassung dürften sicherlich, wie es bei der mangelnden Einsicht nicht anders möglich ist, wichtige Erfahrungen und Thatsachen übersehen und nebensächliche Dinge in den Vordergrund gezogen sein. Wie immer aber die endliche Aufhellung des Problems ausfallen mag, in jedem Falle müssen die gegebenen Bedingungen derart sein, dass sich die Leitbahnen bis zu einem Grenzwerth mit Wasser füllen und dass demgemäss eine Störung des Gleichgewichtszustandes eine entsprechende Wasserbewegung hervorruft. Aus diesem einfach unerlässlichen Verhältniss kann man natürlich nicht ersehen, ob die Wasserversorgung und Wasserbewegung mit oder ohne active Betheiligung lebender Zellen vollbracht wird.

Historisches. Wenn auch bereits Malpighi, Mariotte, Woodward[6]) u. A. mancherlei Thatsachen über die Wasserbewegung ermittelten, so war es doch Stephan Hales[7]) vorbehalten, durch seine meisterhaften Untersuchungen

---

1) Dixon u. Joly, Annal. of Botany 1895, Bd. 9, p. 403.

2) Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 793; Ueber das Saftsteigen 1893, p. 64.

3) Dixon u. Joly, Philosoph. Transact. 1895, Bd. 186, p. 564.

4) Dieserhalb wechselt d. Luftgehalt wesentlich nur im Splintholz. Hartig, Bericht d. Bot. Ges. 1888, p. 223 u. die § 37 cit. Lit. Ueber Luft- u. Wassergehalt d. Holzes vgl. ferner Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 219.

5) Vgl. p. 205 und § 32; ferner Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1892, Bd. 44, p. 931; Strasburger, l. c. 1893, p. 25.

6) Vgl. Sachs, Gesch d. Bot. 1875, p. 499; Treviranus, Physiol. 1835, Bd. 1, p. 300.

7) Hales, Statik d. Gewächse 1748.

die Basis zu schaffen, auf welcher wir noch heute fussen. So zeigte Hales, dass das Wasser in dem Holzkörper fortgeleitet wird und dass die Wasserbeförderung in den transspirirenden Pflanzen nicht durch eine vis a tergo, sondern durch Nachsaugen veranlasst wird. Auf diesem Boden wurde die Wasserbewegung schon frühzeitig in den allgemeinen Grundzügen richtig beurtheilt, wie aus den älteren zusammenfassenden Darstellungen hervorgeht, aus denen auch zu ersehen ist, dass man seit lange vergeblich bestrebt war, die Mechanik und die Causalität der Wasserbewegung zu erklären[1]. Während die Einen capillare oder osmotische Wirkungen als ausreichend erachteten, wurden von Anderen beide als unzureichend erklärt und es fehlte nicht an Stimmen, welche die Mitwirkung einer vitalen Thätigkeit forderten. Aber auch heute ist trotz aller Fortschritte und der Vertiefung der Forschung das Problem nicht gelöst[2]).

So hat sich speciell die von Sachs (1878) consequent ausgebildete Theorie, nach welcher das Wasser durch Imbibitionskräfte in der Zellwand befördert wird, die also keine vitalen Kräfte in Anspruch nimmt, als unhaltbar erwiesen (p. 204). Dagegen forderte Godlewski[3]) eine Mitwirkung lebender Zellen, die er aber nicht direct zu erweisen vermochte. Es mag desshalb hier unerörtert bleiben, wie sich dieser Forscher durch eine solche Action an verschiedenen Stellen das Wasser auf höheres Niveau gehoben denkt und wie in etwas anderer Weise Westermaier[4]) und Janse[5]) lebende Zellen in der Wasserbewegung thätig sein lassen. Keine bestimmte Theorie wurde von Schwendener ausgesprochen, der aus negativen Gründen anscheinend einer vitalen Mitwirkung zuneigt und der durch seine klaren physikalischen Erörterungen in hohem Grade zur Präcisirung der Sachlage beigetragen hat[6]). Schon durch Godlewski[7]) wurde auch dargethan, dass Hartig's[8]) sog. Gasdrucktheorie die Wasserbewegung nicht zu erklären vermag.

Verschiedene werthvolle Versuche verdanken wir Böhm[9]), der aber in der Deutung und Verwerthung des Gesehenen wenig glücklich war und schliesslich, nach verschiedenen Wandlungen seiner Ansichten, mit einem einfachen Capillaraufstieg auszukommen glaubte. Von Böhm wurde auch gezeigt, dass abgetödtete Sprosse eine genügende Menge von Wasser auf eine ansehnliche Distanz befördern (p. 202). Diese Versuche wurden dann ausgedehnt und erweitert durch Strasburger (vgl. p. 202), der mannigfache wichtige Thatsachen beibrachte, ohne indess eine causal befriedigende Erklärung der Wasserbewegung zu geben. Denn mit der Annahme, dass durch die Vertheilung von Wasser, Luft u. s. w. ein Gleichgewichtszustand hergestellt ist, dessen Störung einen Nachschub von

---

1) Vgl. z. B. Mohl, Grundz. der Anatom. u. Phys. 1851, p. 70; Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 50, 55 u. s. w.; Treviranus, Physiol. 1835, Bd. I, p. 281; de Candolle, Phys. übers. von Röper 1833, Bd. I, p. 79.

2) Vgl. auch das Referat in Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 630.

3) Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 15, p. 602.

4) Westermaier, Bericht d. Bot. Ges. 1883, p. 371 u. Sitzungsb. d. Berl. Akad. 188?, Bd. 48, p. 1105.

5) Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. 18, p. 68.

6) Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1886—1893.

7) Godlewski, l. c., p. 583. Ebenda (p. 627) sind die unhaltbaren Annahmen von Scheit behandelt.

8) R. Hartig, Die Gasdrucktheorie 1883.

9) Böhm, Bericht d. Bot. Ges. 1889, Generalvers. p. 46; 1892, p. 692; 1893, p. 203 u. s. w. — Kritische Bemerkungen über Böhm's Annahmen finden sich bei Godlewski, l. c., p. 571; Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1892, p. 936.

Wasser bedingt (vgl. p. 207), ist natürlich das Wie und Warum nicht aufgehellt. Das ist auch nicht, wie p. 207 angedeutet ist, durch die beachtenswerthen Studien von Dixon und Joly, sowie von Askenasy erreicht.

Druckfiltration. Aehnliche Verhältnisse wie beim Durchpressen von Wasser stellen sich in der Pflanze normaler Weise beim Bluten ein (§ 42). In Folge der Sättigung mit Wasser werden dann für die Wasserbewegung, insbesondere in den trachealen Elementen, etwas andere Bedingungen als während des Transspirationsstromes hergestellt. Mit der Zeit werden die Luftwasserketten mehr und mehr reducirt und nach beiderseitiger Oeffnung einer Trachee wird leicht, unter Austreibung jener Kette, ein continuirlicher, strömender Wasserfaden und damit ein beschleunigter Durchgang hergestellt.

Die Ergebnisse der Druckfiltration können also nur bedingungsweise und mit Vorsicht mit dem Transspirationsstrom verglichen werden. Uebrigens filtrirt auch bei Druck das Wasser nur langsam durch lebende Zellen und beim Einpressen von Wasser in ein Stengelstück kommt dasselbe am anderen Querschnitt wesentlich nur aus dem Xyleme, insbesondere aus den trachealen Elementen zum Vorschein. In transversaler Richtung filtrirt das Wasser begreiflicher Weise viel langsamer durch den Holzkörper. Ebenso nimmt die Filtrationsfähigkeit mit dem Verkernen erheblich ab (§ 35)[1]. Auch vermindert sich allmählich die Filtrationsmenge in Folge von Verstopfungen, welche durch die Infiltration der im Wasser suspendirten, der aus den geöffneten Zellen austretenden Körper, nöthigenfalls unter Mitwirkung von Bacterien oder auch durch Thyllenbildung hervorgebracht werden. Da schon die Hinwegnahme einer dünnen Querscheibe eine erhebliche Steigerung des Ausflusses verursacht, so kommen die genannten Verstopfungen wesentlich in der Nähe der Schnittfläche zu Stande[2]. Offenbar hängt es mit dem Nichteindringen ungelöster Partikel zusammen, dass die intacten trachealen Elemente, sofern nicht andere Veränderungen eintreten, lange Zeit als gute Leitbahnen für Wasser functioniren.

Auch bei der Druckfiltration wird die Wasserbewegung schnell fortgepflanzt. Desshalb tritt aus der unteren Schnittfläche etwas, oder wo die Bedingungen dafür vorhanden sind, ziemlich viel Wasser[3] hervor, wenn aus einer strotzend mit Wasser erfüllten Pflanze ein Stengelstück herausgeschnitten und vertical gehalten wird. Dieser Austritt dauert so lange, bis die an der obern Schnittfläche formirten Menisken die sich abwärts anschliessenden Wassersäulen zu tragen vermögen. Wird aber diese Gleichgewichtsbedingung durch Aufsetzen eines Wassertropfens auf die obere Schnittfläche aufgehoben, so erfolgt natürlich an der unteren Schnittfläche wiederum ein Wasseraustritt. Dieser vielfach missverstandene Tropfversuch fand zuerst durch Godlewski[4] seine richtige Deutung.

---

1) Siehe u. a. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 285; Strasburger, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 819; Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 385; Unger, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1868, Bd. 58, Abth. 1.

2) Hales, Statik d. Gewächse 1748, p. 71; Brücke, Annal. d. Phys. u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 187; Sachs, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 300; v. Höhnel, Bot. Ztg. 1879, p. 302; Strasburger, l. c. 1891, p. 564; Wieler, Cohn's Beiträge zur Biologie 1893, Bd. 6, p. 149, Biolog. Centralbl. 1893, Bd. XIII, p. 584.

3) Ueber solche Beobachtungen an verschiedenen Pflanzen durch Gaudichaud, Porteau, Schimper vgl. die Lit. bei Strasburger 1891, l. c., p. 823.

4) Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 15, p. 588; Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, Bd. 34, p. 582.

§ 37. Verhältniss zwischen Aufnahme und Ausgabe von Wasser.

Welken und Straffwerden von Pflanzen demonstriren unmittelbar, dass nicht immer gleichviel Wasser aufgenommen und ausgegeben wird, und dass das Verhältniss zwischen aufgenommenem und dem in Dampfform ausgegebenen Wasser Schwankungen unterliegt. Immer dann, wenn der Transspirationsverlust relativ gesteigert wird, nimmt der Wassergehalt in der Pflanze ab, und ein Welken tritt ein, wenn diese Abnahme so weit geht, dass der Turgor der Zellen unter ein gewisses Maass sinkt oder ganz erlischt. Sofern eine Pflanze durch den Wasserverlust nicht getödtet ist, wird sie durch gesteigerte Wasserzufuhr wieder in den turgescenten Zustand zurückgeführt, und der Wassergehalt nimmt so lange zu, bis endlich für constante Bedingungen ein Gleichgewichtszustand zwischen Aufnahme und Ausgabe erreicht ist. Da nun die Transspiration nach Maassgabe der transspirirenden Theile und nach äusseren Verhältnissen variabel ist, ferner die Pflanze aus einem wasserreichen Boden mehr Wasser, als aus einem wasserarmen Boden aufzunehmen vermag, so wird in der Natur der Wassergehalt in der Pflanze dauernd gewissen Schwankungen unterworfen sein, die freilich nicht immer so ansehnlich sein müssen, dass sie durch Welken oder andere Symptome bemerklich werden.

Die in § 38—40 zu besprechende Einengung der Transspiration ist für die Oekonomie der Wasserversorgung von entscheidender Bedeutung. Denn Pflanzen, welche so langsam transspiriren, dass sie, wie Sempervivum, Cacteen u. s. w. im abgeschnittenen Zustand theilweise erst nach Monaten durch den Wasserverlust getödtet werden, können dann noch gedeihen, wenn die Wasserzufuhr durch die klimatischen Verhältnisse und Standortsverhältnisse sehr beschränkt oder unterbrochen ist. Unter solchen Verhältnissen gehen aber diejenigen Pflanzen zu Grunde, die nach dem Abschneiden schnell welken, sofern sie nicht, wie Moose u. s. w., das Austrocknen vertragen.

Für die Pflanze ist die Ansammlung einer gewissen Wassermenge und die Fähigkeit, mit dieser ohne Neuzufuhr eine gewisse Zeit zu hausen, in jedem Falle von hoher ökologischer Bedeutung. So bietet u. a. in Crassulaceen, in Zwiebeln, Knollen u. s. w., die öfters in einem zeitweise trockenen Boden auszuhalten haben, der ansehnliche Wassergehalt einen gewissen Reservevorrath[1], und in manchen Fällen sind bestimmte Partieen geradezu als wasserspeichernde Gewebe ausgebildet. So ist öfters in Blättern (Peperomia u. s. w.) ein sog. Wassergewebe entwickelt, das in Zeiten der Noth einen grossen Theil seines Vorraths an die sich straff erhaltenden grünen Gewebe abgiebt[2]). Es ist dieses die naturgemässe Folge derselben Ursachen, die überhaupt die Wasserbewegung

1) Beispiele bei Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 347; Volkens, Flora d. ägypt. Wüste 1887, p. 52; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1889, I, p. 25.

2) Westermaier, Jahrbüch. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 43; Haberlandt, l. c.; Volkens, l. c. etc. — Die Bedeutung des Wassergewebes erkannte zuerst Pfitzer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1872, Bd. 8, p. 16. — Mehr oder minder kann in besagtem Sinne jedes Gewebe functionieren. Ueber Collenchym siehe C. Müller, Bericht der Bot. Ges. 1890, p. 164.

und die Wasservertheilung in der Pflanze beherrschen, durch die es also bewirkt wird, dass die Zelle mit absolut geringerer osmotischer Energie die Turgorspannung zuerst verliert (§ 34). Das Collabiren aber (oder eine elastische Contraction) ist wichtig, um eine Wasserabgabe zu ermöglichen, während die Zellen dauernd mit flüssigem Inhalt erfüllt bleiben. In analogem Sinne bedingt die relative Verschiebung der Energiepotentiale, dass fortwachsende Sprosse die älteren Theile der Pflanze durch Wasserentziehung zum Schrumpfen bringen (§ 34). Ein Schrumpfen tritt in Folge der starren Wandung nicht bei Tracheen und Tracheiden ein, die zugleich als regulirende Reservemagazine functioniren und die als todte Elemente ihren Wasserinhalt noch leichter abgeben würden, wenn nicht die mit dem Verlust steigende negative Gasspannung mit einer entsprechenden Energie auf das Zurückhalten hinarbeitete (§ 34).

Der Einrichtungen und Fähigkeiten, mit deren Hilfe die Pflanzen ihr Wasser im allgemeinen aus dem Boden, zuweilen auch bis zu einem gewissen Grade durch die oberirdischen Organe beziehen, ist früher (§ 25—27) gedacht worden. Ebenso ist hervorgehoben, dass die Pflanze ihren Wasserbedarf leichter aus einem wasserreichen, als aus einem wasserarmen Boden zu schöpfen vermag und dass mit zunehmender Wasserarmuth der Boden endlich der Pflanze das Wasser entreisst[1]). Unter constanten Transspirationsbedingungen wird also eine Pflanze durch Abnahme des Wassergehaltes im Boden zum Welken gebracht. Umgekehrt vermag aber (ohne Aenderung der Bodenfeuchtigkeit) die am heissen Tage gewelkte Pflanze in der Nacht straff zu werden, weil die Abgabe von Wasserdampf mit Abnahme der Temperatur und mit Zunahme der Feuchtigkeit der Luft vermindert wird.

Mit den äussern Bedingungen ist natürlich der Wassergehalt dauernd Aenderungen unterworfen. Die höchste mögliche Wasserfülle wird aber im allgemeinen mit Unterdrückung der Transspiration und unter Mitwirkung des Blutungsdruckes zu Stande kommen. Denn mit der Wasserverdampfung wird ein gewisses Deficit und damit ein Energiepotential geschaffen, welches auf den Nachschub von Wasser und zwar um so energischer hinarbeitet, je wasserärmer die Pflanze geworden ist.

So gut wie die Transspiration (§ 39) ist die Aufnahme und die Zufuhr von Wasser für eine jede Pflanze von äusseren Einflüssen in mannigfacher Weise abhängig. Wie ein verminderter Wassergehalt im Boden müssen auch Salzlösungen, ihrem osmotischen Aequivalente entsprechend, die Wasseraufnahme herabdrücken. Doch ist in dieser Hinsicht in gewissen Grenzen eine compensirende Regulation möglich (§ 24) und es ist auch noch zu prüfen, ob nicht etwa in einem dauernd wasserarmen Boden in den Wurzelzellen eine absolute Steigerung der osmotischen Energie eintritt.

Die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Temperatur ergiebt sich daraus, dass Topfpflanzen von Tabak, Raps u. s. w. welken, wenn der wasserreiche Boden auf 2—4 C. abgekühlt ist, mit dem Erwärmen des Bodens aber straff werden, weil die Wurzeln wiederum genügend Wasser aufzunehmen ver-

---

1) Vgl. § 34. — Versuche über den Einfluss des Wassergehalts des Bodens auf die Wasseraufnahme von Sachs, Heinrich u. A. sind bei Burgerstein (Materialien zu einer Monographie d. Transspiration 1889, II. Th., p. 50) zusammengestellt.

mögen[1]). Auch haben directe Versuche von Vesque[2]), Kohl[3]), Eberdt[4]), Kosaroff[5]) festgestellt, dass die Wasseraufnahme in Wurzeln und ebenso in abgeschnittenen Zweigen durch Abkühlung herabgedrückt wird.

Indess selbst bei 0 C. wird immer noch erheblich Wasser aufgenommen und nach den Beobachtungen von Kosaroff wird sogar etwas Wasser einem Boden entrissen, der bei Minus 3—4 C. gefroren ist, so dass eine angewelkte Pflanze in dampfgesättigter Luft wieder straff und ein geringer Transspirationsverlust gedeckt wird. Dieses gilt für Pflanzen, deren Wurzeln durch solche Kälte während der Versuchszeit nicht geschädigt werden (Chelidonium, Sinapis, Chrysanthemum indicum). Bei 3—4 Grad Kälte ist im Boden so wenig wie in der Pflanze alles Wasser in Eis verwandelt und physikalisch ist es auch wohl zu verstehen, dass eine eingefrorene Wurzel (Salix, Chrysanthemum) etwas Wasser noch aus dem auf 3—4 C. abgekühlten Eisblock zu gewinnen vermag.

Bei diesen Erfolgen wirken die Durchwanderung lebender Zellen bis zu den Leitbahnen und die Fortbewegung des Wassers in diesen zusammen, Vorgänge, die durch Erniedrigung der Temperatur schon aus rein physikalischen Gründen verlangsamt werden müssen[6]). Eine andere Retardirung findet anscheinend in den Leitbahnen nicht statt. Wenigstens trat bei normaler Transspiration kein Welken ein, als in dem zuleitenden Stengel von Passiflora coerulea, oder von Lonicera sempervirens eine Strecke von 70 cm auf 0 C. abgekühlt war, während sich das Wurzelsystem in einem 15—20 C. warmen Erdboden befand[7]). Unter diesen Umständen wurde Welken erst bei Erniedrigung der Temperatur dieser Stengeltheile auf Minus 1,5—3 C. erzielt, aber selbst bei —5 C. konnten Dixon und Joly[8]) in den Tracheen noch eine gewisse Wasserbewegung beobachten.

In dem Transport des Wassers bis zu den trachealen Leitbahnen scheinen aber die Eigenschaften der lebensthätigen Zellen eine Rolle zu spielen. Abgesehen von einer augenscheinlich stärkeren Beeinflussung durch niedere Temperatur, lässt dieses die merkliche Herabminderung der Wasseraufnahme durch einen hohen Kohlensäuregehalt der wässerigen Nährlösung oder der Bodenluft vermuthen, eine Herabminderung, die auch durch die Verdrängung des Sauerstoffs in der Umgebung der Wurzel in geringerem Grade erzielt wird[9]). Voraussichtlich hängen diese Erfolge mit den Veränderungen zusammen, die bei den

---

1) Sachs, Bot. Ztg. 1860, p. 124.

2) Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 4, p. 89 u. 1878, VI. sér., Bd. 6, p. 169.

3) Kohl, Transspirat. d. Pflanzen 1886, p. 63.

4) Eberdt, Transspirat. d. Pflanzen 1889, p. 61.

5) Nach Untersuchungen in meinem Institute.

6) Auch die Quellung von Samen wird durch niedrige Temperatur verlangsamt nach Dimitrievicz (Haberlandt's wissensch. prakt. Unters. 1875, Bd. I, p. 75) und Reinke (Hanstein's Bot. Abhandlungen 1879, Bd. 4, p. 83). Wenig Beweiskraft in unserer Frage haben einige Experimente Detmer's (Beiträge zur Theorie d. Wurzeldrucks 1877, p. 38) über die Schnelligkeit der Wasseraufnahme in Holzstücke bei verschiedener Temperatur.

7) (Kosaroff, Einfluss verschiedener Factoren auf die Wasseraufnahme, Leipziger Dissertation 1897.)

8) Dixon u. Joly, Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 416.

9) Kosaroff. Diesen Erfolg beobachtete bei Leitung von Kohlensäure in die Nährlösung schon W. Wolf (Jahresb. d. Agriculturchemie 1870—72, p. 134).

genannten Eingriffen auch einer Verlangsamung oder Sistirung des Blutens verursachen.

Nach dem Mitgetheilten ist es wohl zu verstehen, dass sogar immergrüne Gewächse im Winter den Transspirationsverlust zu decken vermögen, wie schon Hales[1]) fand und Duhamel[2]) für den Ast einer immergrünen Eiche constatirte, der auf eine sich entlaubende Eiche gepfropft war. Die Entwickelung transspirirender Blätter an Zweigen, die im Winter in ein Gewächshaus geführt sind, während sich die übrige Pflanze im Freien befindet, zeigt gleichfalls, dass trotz niedriger Temperatur eine erhebliche Wassermenge aufgenommen und durch den Stamm fortbewegt wird[3]). Indess können andere Pflanzen aus einem gefrorenen Boden nicht genügend Wasser beziehen und erfahren dann im Winter eine Schädigung durch zu weit gehendes Austrocknen, wenn die in Luft ragenden Theile in Folge der äusseren Bedingungen zu reichlich Wasser verlieren. Desshalb mag es wohl, wie Kihlmann[4]) annimmt, für Pflanzen eines hochnordischen Klimas bedeutungsvoll sein, dass sie trotz reichlicher Bodenfeuchtigkeit vielfach gegen zu starke Transspiration durch ähnliche Bauverhältnisse geschützt sind, wie Pflanzen trockener Standorte.

Im normalen Entwickelungsgang ändert sich bekanntlich mit der Zeit sowohl die Leitfähigkeit eines trachealen Elementes (§ 35), als auch die Aufnahmefähigkeit eines bestimmten Wurzeltheiles (§ 26). Ferner sinkt, wie schon Hales[5]) wusste, an der Schnittfläche von Stengeln allmählich die Leitfähigkeit, so dass an den in Wasser stehenden Objecten nach ein oder einigen Tagen Welken eintritt. Es wird dieses offenbar durch ähnliche Verstopfungen herbeigeführt, deren in Bezug auf die Filtrationsversuche gedacht wurde (§ 36) und denen sich möglicher Weise noch anderweitige Aenderungen in den Geweben zugesellen.

Auf die Wasseraufnahme muss es ferner Einfluss haben, dass sich beim Durchschneiden in Luft die Tracheen und Tracheiden von der Schnittfläche aus, in Folge der negativen Gasspannung, auf eine gewisse Strecke mit Luft füllen (§ 32). Offenbar reicht die dadurch erzielte Depression der Wasseraufnahme aus, um bei Krautpflanzen ein starkes Welken zu veranlassen, wenn deren Stengel sogleich nach dem Zerschneiden in Wasser gestellt wird. Denn ein solches Welken unterbleibt, wenn beim Zerschneiden unter Wasser dieses in die geöffneten Tracheen dringt und wenn das Durchschneiden unter Wasser 5—6 cm oberhalb der mit Luft injicirten Schnittfläche vorgenommen wird, ist ebenfalls die genügende Aufnahmefähigkeit hergestellt. Dieses Resultat wird ferner durch Injection mit Wasser und durch gewaltsames Einpressen von Wasser erreicht. Der Druck einer Quecksilbersäule von 20—40 cm genügt der Regel nach, um die gewelkten Sprosse wieder straff zu machen (Fig. 27) und ihnen

---

1) Hales, Statik 1748, p. 29.

2) Duhamel, De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 337.

3) Solche Versuche wurden von Duhamel (Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. II, p. 219) und Knight (Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiolog. 1811, p. 120) mit d. Rebe, von Mustel (vgl. de Candolle, Pflanzenphys., übers. von Röper, Bd. I, p. 426) auch mit anderen Holzpflanzen ausgeführt.

4) Kihlmann, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland 1890, p. 104, Stenström, Flora 1895, p. 153.

5) Hales, Statik 1748, p. 18. — Vgl. auch Unger, Studien z. Kenntniss d. Saftlaufes in d. Pflanzen 1864, p. 3. (Separat. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 50.)

damit die Fähigkeit zu geben, trotz eines negativen Wasserdruckes genügend Wasser aufzunehmen, also mit der Zeit (vgl. Fig. 26 p. 193) einen höheren Stand des Quecksilbers im Schenkel *a* zu erzielen und zu vertragen[1]).

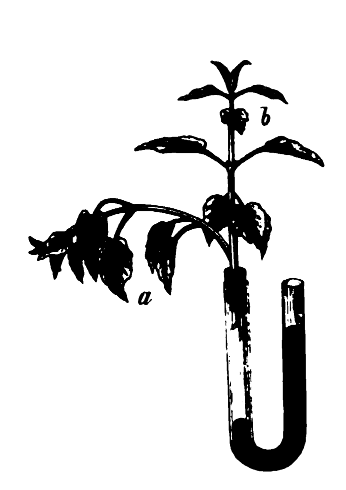


Fig. 27. Der gewelkte Spross von Impatiens parviflora ist nach Einpressung von Wasser im Laufe einer Stunde aus der Stellung *a* in die Stellung *b* übergegangen.



Fig. 28.

Um das Verhältniss zwischen Aufnahme von Wasser und Abgabe von Wasserdampf zu demonstriren, kann der in Fig. 28 abgebildete einfache Apparat benutzt werden. Die Wassermenge, die der mit Hilfe des Korkes in den Cylinder *g* luftdicht eingesetzte abgeschnittene oder bewurzelte Spross *p* einsaugt, wird an der Scala des Rohres *n* abgelesen, während die Wage, auf die der Apparat gestellt ist, die als Dampf abgegebene Wassermenge angiebt. Für exacte Untersuchungen wird dem Apparat zweckmässig eine etwas andere Gestaltung gegeben (vgl. § 38). Uebrigens ist seit Hales[2]) auf solche Weise vielfach constatirt, dass unter constanten Verhältnissen gleichviel Wasser aufgenommen und ausgegeben wird, dass aber bei Steigerung der Transspiration bis zum realisirten Uebergang auf den neuen Gleichgewichtszustand die Transspiration überwiegt. Bei Temperaturwechsel muss natürlich die Volumänderung beachtet werden. In den Pflanzen kommt die Ausdehnung der eingeschlossenen Luft durch Erwärmen in Betracht, die sogar bewirken kann, das Wasser aus der Pflanze hervorgetrieben wird. So tritt auch aus einem nicht zu wasser-

1) Dieses Phänomen wurde, nachdem Sachs (1870) die Aufmerksamkeit auf dasselbe gelenkt hatte, ausführlich von de Vries studirt (Arbeit. des Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 287). Die obige Deutung gab v. Höhnel (Haberlandt's wiss. prakt. Untersuch. 1877, Bd. II, p. 129.) Vgl. auch Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 680.

2) Statik 1748, p. 18. Ferner u. a. Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1861, Bd. 44, p. 360; Rauwenhoff, Archives néerlandaises 1868, Bd. 3, p. 318; J. Boussingault, Agronom., Chim. agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 301. Ferner Vesque, Kohl, Eberdt in den p. 212 cit. Arbeiten.

armen Holz beim Erwärmen Wasser hervor und die Abnahme des specifischen Gewichtes bewirkt, dass das Holzstück in dem erwärmten Wasser aufsteigt[1].

So gut wie in krautigen Pflanzen unterliegt der Wassergehalt in Bäumen nach Maassgabe äusserer Verhältnisse Variationen. Aus den Studien von Th. Hartig[2] und aus den ausgedehnten Untersuchungen von R. Hartig[3], mit denen im wesentlichen die Erfahrungen Geleznow's[4] und einige Beobachtungen von Duhamel[5] übereinstimmen, ist im allgemeinen, wie zu erwarten, das Holz im Winter wasserreicher als im Sommer und gewöhnlich tritt der minimale Wassergehalt gegen den Herbst hin auf, während das Maximum im Frühjahr gefunden wird. Letzteres hängt offenbar mit der Saftfülle zusammen, welche durch die Ausbildung des Blutungsdruckes herbeigeführt wird, und es ist einleuchtend, dass und warum mit der Laubentfaltung der Wassergehalt zurückgeht. Bei den sich entlaubenden Bäumen scheint, den Erwartungen entsprechend, dieses Frühjahrsmaximum deutlicher hervorzutreten, als bei immergrünen Pflanzen, die sogleich stärker transspiriren. Es kann nicht überraschen, dass die Curven für verschiedene Arten nicht genau übereinstimmen und in verschiedenen Jahren Abweichungen bieten. Denn bei einer langdauernden Regenperiode wird sicherlich das Holz wasserreicher und wenn die Ausgleichungen sich auch nur allmählich vollziehen, so wird doch unter Umständen eine tägliche Schwankung, d. h. eine gewisse Wasserzunahme während der Nachtzeit bemerklich.

Der procentische Wassergehalt giebt aber natürlich nicht schlechthin die Energie an, mit welcher Wasser nachgesaugt wird. Ich unterlasse desshalb eine Mittheilung über den Wassergehalt und die Schwankungen dieses in den oberen und unteren Theilen des Stammes und verweise auf die Arbeiten von Th. Hartig. Aus diesen ist auch zu ersehen, dass die Schwankungen hauptsächlich den Splint betreffen und nur in geringem Grade das inactive, an sich wasserärmere Kernholz, in welchem aus naheliegenden Gründen der Wassergehalt durch stärkere Transspiration nur wenig geändert wird (§ 35). Beispielsweise fand R. Hartig für einen Birkenstamm, 10 m über Boden, im Laufe eines Jahres ein Schwanken des Wassergehaltes zwischen 41 und 85 Proc. (die Gesammtheit der Zellräume = 100 gesetzt).

---

1) Diese schon Dalibard, Duhamel u. a. bekannte Erscheinung wurde von Sachs Bot. Ztg. 1860, p. 253, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 317), näher studirt und von Hofmeister (Flora 1861, p. 101) richtig gedeutet.

2) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1868, p. 17; 1858, p. 329.

3) R. Hartig, Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. 1891, p. 202; Unters. aus d. forstbot. Institut zu München 1882, II, p. 20; 1888, III, p. 47; Holz d. Nadelwaldbäume 1885, p. 95.

4) Geleznow, Mélang. biologiques tirés du Bullet. d. l'Académ. d. St. Pétersbourg 1872, Bd. IX, p. 667; Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 3, p. 344.

5) Duhamel, de l'exploitation des bois 1764, p. 476.

Abschnitt II.

Die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze.

§ 38. Die Abhängigkeit der Transspiration von den Eigenschaften der Pflanze[1]).

Alle in Luft ragenden Organe geben mehr oder minder reichlich Wasserdampf ab und ohne Transspiration sind nicht wohl Pflanzenorgane denkbar, die auf einen ausgiebigen Gasaustausch mit der Umgebung angewiesen sind. Doch musste natürlich die Transspiration so eingeschränkt und regulirt werden, dass sich unter den an dem natürlichen Standort gebotenen Bedingungen ein genügender Turgescenzzustand einstellt und bei den Pflanzen, welche ein Austrocknen nicht vertragen, darf auch nicht vorübergehend eine das Leben vernichtende Senkung des Wassergehaltes eintreten (§ 25, 27, 33).

Bei denjenigen Pflanzen, die auf ein haushälterisches Walten mit dem erreichbaren Wasser angewiesen sind, treten uns demgemäss die auf den Transspirationsschutz berechneten Einrichtungen am auffälligsten entgegen und von der Anpassung an dieses Ziel sind, wie es nicht anders sein kann, Gestaltung und Bauverhältnisse der typisch xerophilen Pflanzen in erster Linie beherrscht. Es kann desshalb nicht überraschen, dass zur Erreichung und Sicherung der Existenzbedingungen die sonst vortheilhafte Flächenausbreitung der grünen Blätter reducirt ist, dass ferner mit der bei Wassermangel eintretenden regulatorischen Einschränkung der Transspiration zugleich der Gasaustausch und damit die Function des Chlorophyllapparates stark benachtheiligt wird (§ 29, 30).

Im gemeinschaftlichen Zusammenwirken sind überall und in verschiedenster Weise gegenseitige Concessionen nothwendig und im Dienste des Ganzen muss eine gewisse Benachtheiligung anderer Functionen mit in den Kauf genommen werden. So steht es auch mit der Transspiration, die nun einmal eine Grösse ist, mit der die Pflanze zu rechnen hat und zu deren zweckentsprechender Regulirung ein gewisser Aufwand unerlässlich ist, gewisse Opfer gebracht werden müssen. Aber desshalb ist doch die Transspiration, die allerdings vielfach den an ungeeigneter Stätte aufschiessenden Pflanzen das Leben raubt, nicht nur eine lästige und unnöthige Beigabe. Vielmehr ist die in richtiger Weise regulirte Wasserverdampfung auch von physiologischer Bedeutung[2]).

So wird durch die von der Transspiration abhängige Wasserbewegung nachweislich die Vertheilung gelöster Körper in hohem Grade beschleunigt (§ 22, 35) und bei der so langsamen Diffusionsbewegung würden ohne solche Hilfe sicherlich Bäume, voraussichtlich auch vielfach Krautpflanzen aus der verdünnten

---

1) Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur gab Burgerstein, Materialien zu einer Monographie der Transspiration der Pflanzen 1887, Th. 1 und 1889, Th. 2 (Separat. a. d. Verhandlungen d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien).

2) Vgl. Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 141. Auf die Bedeutung d. Transspiration wurde schon hingewiesen von Boussingault, Die Landwirthschaft in ihrer Beziehung zur Chemie u. Physik 1884, Bd. 1, p. 20.

Bodenlösung nicht so schnell mit Aschenbestandtheilen versorgt, wie es zu einer normalen Entwickelung nöthig ist. Auch dürfte der Transspirationsvorgang den übrigen Gasaustausch begünstigen und durch die Abkühlung hier und da eine schädliche Erwärmung insolirter Pflanzen verhüten. Ferner ist noch fraglich, ob nicht die Transspiration und die damit verknüpften Vorgänge in solcher Weise auf die Thätigkeit und auf die Ausbildung rückwirken, dass der Pflanze in ihrem normalen Leben Vortheile erwachsen. Wie weit das zutrifft, lässt sich zur Zeit nicht sagen, möglich aber, dass auch aus solchen Gründen manche Pflanzen ohne Transspiration gar nicht gedeihen.

Aus der Entbehrlichkeit der Transspiration bei submersem Leben von Wasserpflanzen und amphibischen Pflanzen kann natürlich nicht auf Bäume und solche Pflanzen geschlossen werden, die in Bezug auf die Wasserversorgung u. s. w. andere Ansprüche stellen. Entscheidende Versuche über die obigen Fragen liegen freilich nicht vor. Ein Baum ist bis dahin nicht ohne Transspiration erzogen worden und letztere ist selbst in einem feuchten Klima ansehnlich genug[1]), um die Versorgung mit Aschenbestandtheilen zu befördern. Gegen die Versuche Schlösings[2]), in denen sich Tabakpflanzen unter einer feuchten Glasglocke, also bei stark gehemmter Transspiration weniger gut entwickelten, als bei normalen Transspirationsbedingungen lassen sich manche Bedenken erheben. Doch lassen diese Versuche, sowie andere Erfahrungen[3]) erkennen, dass die Wasserverdampfung die Anhäufung von Aschenbestandtheilen begünstigt, ohne aber streng zu entscheiden, ob es sich bei dieser Anhäufung um das zur normalen Entwickelung nothwendige Minimum, oder um eine Luxusconsumption handelt. Bei höherer Concentration der Bodenlösung kann andererseits durch die Transspiration in der Pflanze sogar eine nachtheilige Häufung von Salzen bewirkt werden (§ 23).

Sofern die Wasserverdampfung und die damit verknüpften Vorgänge das Gedeihen begünstigen, muss es, so gut wie eine beste Wasserversorgung, auch eine optimale Transspiration geben, die freilich nach der Feuchtigkeit des Bodens etc. Verschiebungen unterliegt. Denn mit zu weit gehender Steigerung der Wasserabgabe wird durch Depression des Turgescenzzustandes etc. die Gesammtentwickelung benachtheiligt. Diesen naturgemässen Forderungen entsprechen auch die Resultate von Versuchen, in welchen sich die Pflanzen bei ungleicher Dampfsättigung der Luft oder bei ungleichem Wassergehalt des Bodens entwickelt hatten[4]).

Die Transspiration ist in gleichem Sinne wie jede Wasserverdampfung von äusseren Verhältnissen abhängig, fällt aber für verschiedene Pflanzen und ebenso für verschiedene Theile derselben Pflanze unter gleichen äusseren Bedingungen sehr ungleich aus, weil die Entstehung und die Ausgabe von Wasserdampf durch die Eigenschaften der Pflanzentheile in verschiedenem Grade erschwert wird. In erster

1) Haberlandt, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1892, Bd. 101, Abth. I, p. 809; vgl. dazu Stahl, l. c. (Burgerstein, Ber. d. Bot. Ges. 1897, p. 155; Giltay, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 615; Wiesner, Annal. d. Jardin. Botan. d. Buitenzorg 1897, Bd. 14, p. 277).

2) Schlösing, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 10, p. 366. Vgl. auch Kohl, Transspiration 1886, p. 113.

3) Vgl. z. B. Ebermayer, Bot. Jahresb. 1884, p. 8.

4) Tschaplowitz, Bot. Ztg. 1883, p. 353; Gain, Annal. d. scienc. naturell. 1894, V. sér., Bd. 20. p. 135; Fittbogen, Versuchsstation. 1870, Bd. 13, p. 109; Avédissian, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 68, p. 379.

Linie werden in der Pflanze schwer durchlässige Wandungen, Cuticula und Kork, benutzt, um die Abgabe von Wasserdampf mehr oder minder einzuschränken, dagegen wird die Transspiration durch offene Ausführungsgänge, also besonders durch die Spaltöffnungen begünstigt, die durch ihr Schliessen in Zeiten der Noth eine zweckentsprechende Regulation ermöglichen.

Diese Einrichtungen und Eigenschaften wurden bereits in dem Kap. V (Gasaustausch) behandelt, in dem auch hervorgehoben ist, dass und warum im allgemeinen mit der Erschwerung des Gasaustausches eine Verminderung der Wasserverdampfung Hand in Hand geht. Um aus einer Zelle zu gelangen, muss das gelöste Gastheilchen, so gut wie ein Wassertheilchen, die Zellwand durchwandern, an deren Aussenfläche dann ein Uebergang in Gasform eintritt, sofern und soweit es die partiäre Pressung, resp. die Dampfsättigung der Luft gestatten. Principiell ist es dabei einerlei, ob diese Vergasung an der freien Aussenfläche eines Blattes etc. stattfindet oder im Inneren eines Intercellularraumes, aus dem die Gase und Dämpfe durch die Vermittelung von offenen Ausführungsgängen (Stomata, Lenticellen) den Weg in das Luftmeer finden, ob also, wie man sagen kann, eine cuticulare oder stomatare Transspiration stattfindet.

Bei Vorhandensein von Spaltöffnungen sind cuticulare und stomatare Transspiration in specifisch verschiedenem und zudem veränderlichem Maasse bei der Abgabe von Wasserdampf betheiligt. Denn mit abnehmender Durchlässigkeit der Cuticula gewinnt die stomatare Transspiration mehr und mehr das Uebergewicht. Diese Transspiration wird aber mit abnehmender Oeffnungsweite der Stomata vermindert und bei völliger Schliessung des Spaltes ganz sistirt.

Von der Permeabilität der Cuticula hängt es also in erster Linie ab, ob nöthigenfalls die Wasserverdampfung auf einen sehr geringen Werth reducirt wird. Eine sehr schwer, theilweise nahezu undurchlässige Cuticula ist eben die Ursache, dass mit beginnendem Wassermangel bei Cacteen, Crassulaceen etc. die Transspiration auf ein Minimum zurückgeht, dass diese Pflanzen bei wochenlangem Aufenthalt in trockener Luft nur mässig schrumpfen, während bei Saftfülle durch die offenen Stomata gut für Gasaustausch gesorgt ist. Eine derartig undurchlässige Cuticula besitzen die minder xerophilen, also die meisten unserer einheimischen Pflanzen nicht, die desshalb nach erfolgtem Spaltenschluss immer noch Wasser verlieren und desshalb nach Sistirung der Wasserzufuhr schneller welken. Jedoch ist durchgehends durch die Beschaffenheit der Cuticula die Transspiration der Blätter und anderer Luftorgane sehr weitgehend eingeengt, gegenüber submersen Pflanzen, Wurzeln etc., die bei ihrer Lebensweise zweckentsprechend eine für Wasser sehr durchlässige Oberhaut besitzen und desshalb an der Luft schnell welken und austrocknen. Aus den angeführten Gründen wird von den Blättern unserer Landpflanzen durchgehends ein erheblicher Theil und oft die überwiegende Menge des Wasserdampfes durch die Stomata abgegeben. So lange die Spalten offen sind, pflegt desshalb die spaltöffnungsreiche Seite am stärksten zu transspiriren und die rein cuticulare Transspiration ist z. B. bei den Blättern von Eiche, Buche, noch mehr bei denen von Epheu viel geringer als die stomatare. Bei allen diesen Pflanzen wird durch den Schluss der Spalten eine ansehnliche, z. Th. sehr ansehnliche Reduction der Transspiration herbeigeführt. Der Schluss der Spalten pflegt aber bei Abnahme des Wassergehaltes, meist vor dem sichtbaren Welken einzutreten und

scheint im wesentlichen nur bei solchen Pflanzen zu unterbleiben, die vermöge ihrer Lebensweise unter normalen Verhältnissen nicht in Wassernoth gerathen (§ 31).

Wir hielten uns zunächst an die Blätter, welche vermöge der ansehnlichen Oberfläche und der zahlreichen Spaltöffnungen die grösste Menge Wasserdampf abzugeben pflegen, so dass sehr gewöhnlich nur $1/5$ bis $1/30$ der gesammten Transspirationsleistung auf die Zweige fällt[1]). In diesen wird mit der Ausbildung von Korkschichten und von Borke im allgemeinen die Wasserverdampfung noch mehr reducirt und da auch durch die Lenticellen verhältnissmässig nur wenig Wasserdampf abgegeben wird, so ist der Mangel einer regulatorischen Schliessung (§ 31) der Rindenporen nicht so wesentlich[2]).

Bei der Steigerung der Wasserverdampfung mit der Oberfläche ist es durchaus zweckentsprechend, dass bei xerophilen Pflanzen eine Verkleinerung der Oberfläche, sei es durch Reduction der Blätter, sei es durch Dickenzunahme der Blätter (Sempervivum u. s. w.) oder der Stengel (Cacteen u. s. w.) angestrebt wird[3]). In der That wird z. B. die transspirirende Oberfläche bis auf das 300fache gesteigert, wenn man einen Echinocactus in dünne Blattscheiben zerlegt[4]). Für die Oekonomie der Pflanze ist der Gesammtverlust an Wasser von entscheidender Bedeutung und in dieser Hinsicht ist es geboten, die Transspiration im Vergleich zur Masse, also zum Körpergewicht zu betrachten. Um aber einen vergleichenden Maassstab für die Intensität der Transspiration zu gewinnen, muss diese auf die Flächeneinheit bezogen werden. Auch wenn diese Intensität, wie es vorkommt, für eine turgescente Fettpflanze ansehnlicher ist als für ein dünnes Laubblatt[5]), wird sich bei jener in Bezug auf das Gewicht gewöhnlich eine sehr erhebliche Einschränkung der Transspiration ergeben. Uebrigens ist es für die Xerophilen sehr wichtig, dass ihnen die starke Einschränkung der cuticularen Transspiration ermöglicht, den Wasserverlust in Zeiten der Noth auf ein Minimum zu reduciren. Bei jungen Wurzeln u. s. w. hingegen ist die Intensität der cuticularen Transspiration so ansehnlich, dass sie sicherlich oft die der spaltöffnungsreichen dünnen Laubblätter übertrifft.

Eine Vergrösserung der Oberfläche durch Auswüchse u. s. w. wird (ceteris paribus) die Transspiration befördern. Indess können desshalb entsprechend ausgebildete Haare einen Transspirationsschutz gewähren[6]) und ein Kleid aus todten Haaren muss die Wasserverdampfung etwas herabdrücken, doch wird dieses Mittel nur im beschränkten Maasse im Pflanzenreich angewandt. In gewissen Fällen wird ferner durch Einrollen der Blätter eine Verminderung der freien

---

1) Hales, Statik 1748, p. 580; Guettard, Histoire d. l'Acad. royale 1748, p. 580; Hartig, Bot. Ztg. 1863, p. 260; Wiesner u. Pacher, Oestr. Bot. Zeitschr. 1875, Nr. 5; Eder, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 267; Burgerstein 1889, II, p. 14; Kny, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 374.

2) Haberlandt, Beitr. z. Kenntniss d. Lenticellen 1875, p. 17 (Separatab. aus d. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72, Abth. I).

3) Vgl. z. B. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 302.

4) Siehe Noll, Flora 1893, p. 355.

5) Beispiele bei Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 16, p. 80. Vgl. ferner Burgerstein, l. c., II, p. 24.

6) Lit. bei Burgerstein, l. c., II, p. 457; Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 289. — Ueber Kalkschuppen u. Salzinkrustationen siehe § 23.

Oberfläche erzielt[1]). Weiter kommt die mehr oder minder dichte Lagerung der Blätter und ihre Stellung gegen die Sonne in Betracht. Durch Beschattung, durch verticale Stellung wird speciell die Sonnenwirkung gemässigt und in diesem Sinne wirken auch die Bewegungen, durch welche die zu Variationsbewegungen befähigten Blätter bei Insolation die zu den Lichtstrahlen senkrechte Stellung aufgeben[2]).

Mit abnehmendem Wassergehalt wird natürlich die Transspiration mehr und mehr verlangsamt und endlich sistirt, wenn in den lufttrockenen Theilen noch das hygroskopische Wasser enthalten ist. So lange indess die Pflanzen ihre Turgescenz bewahren, kann die zunehmende Concentration des Zellsaftes in rein physikalischem Sinne nicht allzusehr die Transspiration herabdrücken[3]). Denn innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen wird die der osmotischen Energie äquivalente Dampftension nur wenig vermindert[4]) und in gleichem Maasse wirkt auch nur der sich in das Gleichgewicht setzende Imbibitionszustand der Zellwand (§ 27). Wenn allerdings eine Schleimhülle austrocknet, so kann mit der Bildung einer schwer durchlässigen Schicht eine wesentliche Hemmung der Transspiration bewirkt werden (§ 23, 30). In solchem Sinne mag auch der Ueberzug der sog. lackirten Blätter wirken und natürlich auch ein Wachsüberzug, der bekanntlich bei manchen Pflanzen in auffälliger Weise gefunden wird.

Alle diese und andere Mittel, mit denen je nach dem Grade der Ausbildung und unter verschiedenen Combinationen die zweckentsprechende Regelung der Transspiration erreicht wird, erfahren wiederum mit der Entwickelung Variationen. Bei einem Blatte wird z. B., abgesehen von der Vergrösserung durch Wachsthum, die Transspirationsfähigkeit durch die stärkere Ausbildung der Cuticula herabgedrückt, durch die fortschreitende Ausbildung der Stomata aber gleichzeitig gesteigert, bis mit dem herbstlichen Schlusse die stomatare Transspiration deprimirt wird. Im allgemeinen wird also in irgend einem Entwickelungsstadium die Transspiration (bei gleichen Aussenbedingungen) ein Maximum erreichen und häufig mag die Transspirationscurve secundäre Maxima aufweisen[5]).

Die Entwickelung und die Ausbildung der Pflanze und ihrer Theile wird aber bekanntlich in hohem Grade von der Wasserversorgung beeinflusst und

---

1) Lit. bei Burgerstein II, p. 60; Kerner, l. c., p. 134; Kihlmann, Pflanzenbiologische Studien 1890, p. 105. Durch die Beimengung des Dampfes von ätherischen Oelen wird die Sonnenwirkung wohl nicht sehr erheblich vermindert. Lit. Burgerstein II, p. 457.

2) Burgerstein, l. c., II, p. 260 u. Bd. II dieses Buches.

3) Vgl. z. B. d. Versuche von Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 16, p. 64.

4) In solchem Sinne kann also nicht etwa die Lösung von Gerbsäure, wie gelegentlich angenommen wurde (Lit. bei Burgerstein l. c., II, p. 63) die Transspiration stärker deprimiren als eine andere osmotisch äquivalente Salzlösung.

5) Für Blätter vgl. z. B. v. Höhnel, Wollny's Forschung. auf d. Gebiete d. Agriculturphysik 1878, Bd. I, p. 299; Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 16, p. 85; Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 119. — Weitere Lit. Guettard, Histoire d. l'Académ. royale d. Paris 1748, p. 579 u. 1749, p. 292; Fleischmann, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 182; Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI. sér., Bd. 4, p. 89; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1877, Bd. I, p. 155; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 295 (Pilze). Ferner Lit. bei Burgerstein l. c., II, p. 24.

innerhalb des Reactionsvermögens der Pflanze werden durch den Mangel von Wasser, in Verband mit der Transspiration im Allgemeinen solche Eigenschaften gefördert, welche die Wasserversorgung begünstigen und somit auch auf die Einschränkung der Transspiration hinzielen.

Eine solche zweckentsprechende Gegenreaction spricht sich schon in der ganzen Gestaltung, in dem langsamen Wachsen und Kleinbleiben derjenigen Pflanzen aus, die sich auf trockenem Standort durchschlagen müssen, und selbst der partielle Blattfall bei Sommerdürre hat als ein letztes Mittel in der Noth für die Pflanze eine ökonomische Bedeutung.

Bei Wassermangel, aber auch bei reichlicher Transspiration der mit Wasser gut versorgten Pflanzen, wird die Cuticula im allgemeinen stärker ausgebildet, als in Individuen, die durch Transspiration wenig in Anspruch genommen sind. An den in feuchter Luft cultivirten Blättern u. s. w. und noch mehr bei submersem Leben pflegt die Imprägnation der Cuticula mit Wachs u. s. w. und ebenso die Ausbildung von Wachsüberzügen, wo solche in Frage kommen, schwächer auszufallen[1]). Uebrigens werden solche Erfolge oft nicht allein durch die Transspiration veranlasst und sehr gewöhnlich ist nicht sicher ermittelt, welcher Antheil der Wasserverdampfung oder anderen Einflüssen und dem Zusammenwirken von Factoren zuzuschreiben ist[2]).

Diese äusseren Constellationen wirken immer nur als Anstoss, als Reiz und die Ausgiebigkeit der Accommodation hängt durchaus von den specifischen Fähigkeiten ab, die nicht bei jeder Pflanze ausreichen, um ein Leben auf nassem oder trockenem Standort, im Wasser oder auf dem Lande zu ermöglichen. Soweit als thunlich wird die Pflanze während der Entwickelung den gebotenen Verhältnissen accommodirt, vermag aber auch ausgewachsen gewisse Eigenschaften, jedoch in geringerem Grade permanent zu verändern. Neben solchen permanenten Accommodationen dienen dann die schneller eintretenden und transitorischen Veränderungen, wie Schluss der Spalten u. s. w., dazu, die Transspiration den jeweiligen Verhältnissen entsprechend zu modificiren und regulatorisch zu lenken.

Demgemäss ist für die Ausgiebigkeit der Transspiration stets die lebende Thätigkeit bestimmend, welche die maassgebenden Eigenschaften und das Reactionsvermögen der Pflanze schafft und unterhält, die ferner durch Production von Eigenwärme influiren kann. Die Wasserverdampfung selbst ist aber ein rein physikalisches Phänomen und in der Pflanze wie in jeder todten Masse von den Eigenschaften des Körpers und den Aussenbedingungen abhängig. Mit dem Tode werden diese Eigenschaften modificirt und gewöhnlich wird damit, wie schon das schnellere Austrocknen todter Pflanzentheile vermuthen lässt, wie auch directe Versuche[3]) lehren, die Wasserverdampfung beschleunigt. Uebrigens ist

---

1) Kohl, Transspiration 1886, p. 113; Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 30, p. 116. Vgl. auch Burgerstein l. c. II, p. 45, 61 u. dieses Buch § 21.

2) Ueber Licht- und Schattenblätter Stahl, Einfluss d. sonnigen und schattigen Standorts a. d. Laubblätter 1883, p. 19; Eberdt, Ber. d. Botan. Gesellsch. 1888, p. 371; Stenström, Flora 1895, p. 131; Géneau de Lamarlière, Revue général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 481 u. d. an diesem Orte citirt. Lit.

3) Mohl, Botan. Ztg. 1847, p. 323; Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1861, Bd. I, p. 262; Just, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1875, Bd. I, p. 24.

nicht zu vergessen, dass mit dem Tödten, insbesondere durch Hitze, auch Veränderungen der Permeabilität von Cuticula und Kork bewirkt werden.

Es ist leicht zu verstehen, dass bei gleichgrosser Oberfläche von einer Wasserfläche oder auch von einem mit Wasser übersättigten Filtrirpapier[1], mehr Wasser verdampft wird, als von einem Blatte. In zahlreichen Versuchen Ungers[2]) wurde unter denselben Aussenbedingungen von der Wasserfläche 1,4—6,9 mal mehr Wasser transspirirt, als von krautigen Blättern, doch wird z. B. ein Cactus sicherlich oft mehr als 100 mal weniger Wasser abgeben. Zwar ist bei entwickeltem Intercellularsystem eine gewaltige innere Zellenoberfläche geboten, doch kommt diese nicht wie eine frei an die Luft grenzende Fläche zur Wirkung, da die engen Stomata immer nur langsam einen Austausch zwischen der dampfreichen Intercellularluft und der Atmosphäre besorgen.

Methodisches. Zum Nachweis und zur Bestimmung der Transspiration wird entweder das verdampfende Wasser aufgesammelt, resp. durch eine Reaction sichtbar gemacht oder aus dem Gewichtsverlust der Pflanze bestimmt, oder es wird aus dem in die Pflanze aufgesogenen Wasser auf die verdampfte Wassermenge geschlossen. Nach solchen Principien sind seit alter Zeit Bestimmungen ausgeführt, indem schon Woodward[3]) die Transspiration durch Wägung ermittelte, Mariotte[4]), ebenso Guettard[5]) das verdampfende Wasser aufsammelten und Hales in seinen classischen Untersuchungen neben anderen Methoden auch die Messung des aufgesogenen Wassers verwandte. Auf die mannigfachen Modificationen, welche diese Methoden in der Hand verschiedener Forscher erfuhren, kann nicht näher eingegangen werden.

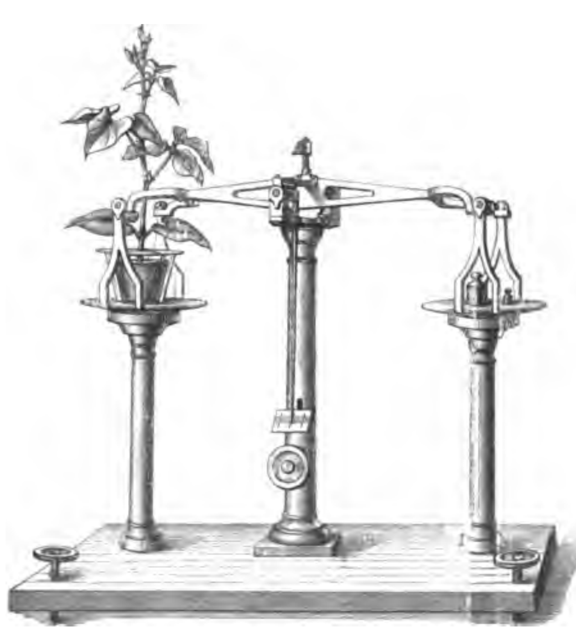


Fig. 29.

1) Vgl. Knop, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 250; Baranetzky, Botan. Ztg. 1872, p. 62 Anmerkg. — Ueber Wasserverdampfung aus d. Boden vgl. Sachsse, Agriculturchem. 1888, p. 203; Alessandri, Bot. Jahresb. 1888, p. 74.

2) Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1861, Bd. 44, p. 206; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 231.

3) Woodward, Philosophical transactions 1699, Bd. 21, Nr. 253, p. 198.

4) Mariotte, Oeuvres de Mariotte 1717, p. 135.

5) Guettard, Histoire de l'Académie royale Paris 1748, p. 571.

Zur Demonstration und Ermittelung der Transspiration nach dem Gewichtsverlust eignet sich die in Fig. 29 abgebildete Wage[1]. Bei Operation mit einer Topfpflanze setzt man den Blumentopf in ein Glas- oder Blechgefäss[2], durch dessen Deckel der frei in die Luft ragende Sprosstheil geführt wird. Damit ein Gewichtsverlust[3] nur durch die Transspiration der Pflanze entsteht, sind bei Verwendung von Wasser (Fig. 28 p. 214) die Pflanzen mittelst Kork in das Wassergefäss einzusetzen oder es kann, was wohl weniger zu empfehlen ist, das Wasser mit einer Oelschicht[4] bedeckt werden.

Bei Wägung des Apparates, durch den die Aufsaugung von Wasser in die Pflanze gemessen wird, zeigt sich, dass letztere unter den schon behandelten Voraussetzungen einen genügend genauen Maassstab für die Transspiration abgiebt. An Stelle des Fig. 28 (p. 214) abgebildeten Apparates ist für feinere Messungen z. B. der in Fig. 30 dargestellte Apparat geeignet, bei dem das enge Rohr *a* eine sehr geringe Wasseraufnahme abzulesen gestattet. Durch die horizontale Lage dieses Rohres wird eine Veränderung des Wasserdruckes vermieden und sobald es nöthig wird, ist eine Wiederfüllung des Messrohres schnell erreicht, indem man durch Oeffnen des Hahnes oder Quetschers (*b*) etwas Wasser von einem etwas höher stehenden Gefässe zufliessen lässt[5].

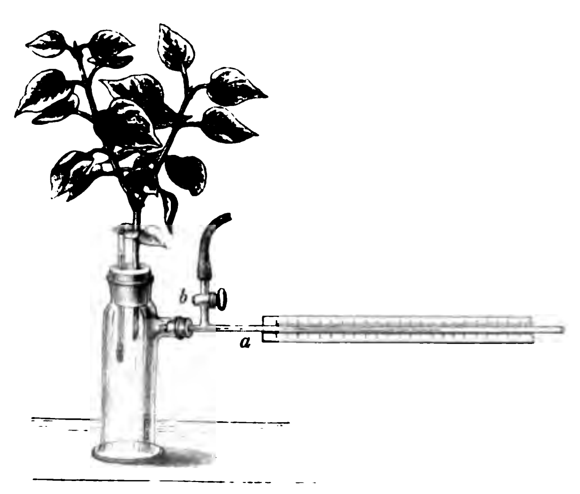


Fig. 30.

Durch das Beschlagen einer über die Pflanze gestülpten Glocke wird unmittelbar die Wasserverdampfung veranschaulicht und wenn unter die Glocke ein Gefäss mit Chlorcalcium gebracht ist, so lässt sich aus der Gewichtszunahme des Wasser absorbirenden Mediums, wie es öfter geschah, die Transspirationsgrösse einzelner Blätter, Blattseiten u. s. w. bestimmen. Für solche

1) Wird in ausgezeichneter Ausführung geliefert (Belastung bis 5 Kilo) von Kern u. Sohn in Ebingen (Württemberg).

2) Vgl. z. B. v. Höhnel, Transspirationsgrösse forstl. Holzgewächse 1879, p. 4.

3) Durch Athmung, Assimilation oder Ausgabe von ätherischen Oelen oder anderen Stoffen werden nur geringe, gegen die Transspiration nicht ins Gewicht fallende Gewichtsverschiebungen verursacht. Das aufgesammelte Transspirationswasser ist desshalb fast reines Wasser. Vgl. die ältere Lit. bei Treviranus, Physiologie Bd. I, p. 193.

4) Angewandt z. B. von Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1861, Bd. 44, p. 362.

5) Nach diesem Princip construirte Apparate wurden z. B. angewandt von Vesque Annal. d. scienc. naturell. 1868, VI. sér., Bd. 6, p. 183); Moll (Archiv Néerlandaises 1884, Bd. 18); Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 288; Kohl (Transspiration 1886, p. 61); Eberdt (Transspiration 1889, p. 8). Für alle diese Apparate ist die von Moll benutzte Bezeichnung Potetometer zulässig.

Ermittelung leistet ferner treffliche Dienste das zuerst von Stahl[1]) ausgedehnt angewandte Kobaltpapier.

Die Einrichtung der Apparate, die Vesque[2]), Eder[3]), Krutizky[4]), Marey[5]), Anderson[6]) zur automatischen Registrirung der Transspiration anwandten, mag in den Orginalarbeiten nachgesehen werden. Uebrigens ist einleuchtend, dass z. B. durch die automatische Aufzeichnung der Stellungsänderung eines Wagebalkens oder einer mit abnehmender Belastung sich ausdehnenden Spiralfeder der Gewichtsverlust, ferner mit Hilfe eines Schwimmers die aufgesogene Wassermenge nach üblichen Methoden[7]) graphisch registrirt werden kann.

Die Oberfläche eines Blattes u. s. w. wird am einfachsten durch Wägung eines gleichgrossen Stückes eines Papieres ermittelt, dessen Gewicht für die Flächeneinheit bekannt ist. Vor dem Ausschneiden wird die Blattform durch Abzeichnen des Umrisses oder mit Hilfe von Eisen, Albuminpapier u. s. w. heliographisch auf dem Papier markirt. Die Anwendung eines Planimeters[8]) ist kaum nothwendig und die Abschätzung der Fläche mit Hilfe einer in Quadrate getheilten Glastafel u. s. w.[9]) steht an Genauigkeit und Bequemlichkeit der Wägungsmethode nach.

Cuticula und Spaltöffnungen. In sehr instructiver Weise lässt sich die ungleiche Ausgiebigkeit der Transspiration mit Hilfe von Kobaltpapier demonstriren, das man darstellt, indem man gutes Filtrirpapier mit 1—5 proc. Lösung von Kobaltchlorür tränkt und vollkommen trocknet. Legt man von diesem blauen Papier ein Stück auf jede Blattseite und bringt das ganze zwischen zwei Glasplatten (Fig. 31), so erfolgt auf der spaltöffnungsführenden Seite sehr schnell Röthung, während eine solche auf der spaltfreien Seite selbst bei zarteren Blättern (Tropaeolum, Sparmannia, Populus, Pyrus) erst nach 3—60 Min. hervortritt und bei sehr entwickelter Cuticula (Ficus elastica, Begonia, Hedera, u. s. w.) oft erst nach einigen Stunden oder zwei Tagen bemerklich wird[10]). So langer Zeit bedarf es also zur Transspiration der geringen Menge Wasserdampf, die zur Röthung des Papieres nöthig ist. Dieses Wasser entstammt ohne Frage allein der cuticularen Transspiration, wenn sich das Kobaltpapier unter einer kleinen Glasglocke befindet, die mittelst Fett luftdicht auf die spaltfreie Cuticula aufgesetzt ist. Der endlich positive Erfolg aber sagt, in Uebereinstimmung mit früheren Erfahrungen (§ 21), aus, dass die mächtigst ent-



Fig. 31.

1) Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 118. — Merget (Compt. rend. 1878, Bd. 78, p. 293) benutzte in solcher Weise ein mit Eisenchlorid und Palladiumchlorid hergestelltes Papier.

2) Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1868, VI. sér., Bd. 6, p. 186.

3) Eder, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf 1875, p. 106. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72, Abth. 1.

4) Krutizky, Bot. Ztg. 1878, p. 161.

5) Marey, Methode graphique 1878, p. 276.

6) Anderson, Minnesota Botanical Studies 1894, p. 177.

7) Vgl. über solche z. B. Langendorff, Physiol. Graphik 1891. Einige Registrirapparate für Messung d. Zuwachses werden in Bd. 2 besprochen.

8) Angewandt von F. Haberlandt, Wissenschaftl. prakt. Unters. a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 140.

9) Benutzt von Hales, Statik 1748, p. 2; Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1861, Bd. 42, p. 195.

10) Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 119. Ebenda 1897, p. 99.)

wickelte Cuticula nahezu, aber doch nicht absolut undurchlässig ist und es kann nicht überraschen, dass für eine solche Cuticula mit weniger feinen Methoden keine Transspiration constatirt wurde[1]).

Unter Verwendung von Blättern, deren Spalten in Folge von Turgorsenkung geschlossen sind, ist mit dieser Methode auch zu constatiren, dass bei Landpflanzen die stomatare Transspiration allgemein erheblich und bei schwer permeabler Cuticula fast allein wirksam ist. Umgekehrt kann natürlich aus dem Reactionserfolge auf den Oeffnungszustand der Spalten geschlossen werden (§ 31). Nach dem Schluss der Spalten ist übrigens nach solchen Experimenten oft kein besonderer Unterschied in der Permeabilität der Cuticula beider Blattseiten zu bemerken.

Die hohe Bedeutung der stomataren Transspiration wurde schon von Guettard[2]), Bonnet (1754), Eder (l. c.), Boussingault[3]) constatirt, welche die Transspiration der mit Spalten versehenen Seite durch Ueberziehen mit Fett, Kitt u. s. w. oder durch entsprechendes Aufeinanderlegen thunlichst eliminirten[4]). Den mitgetheilten Erfahrungen entsprechen ferner die zahlreichen Versuche Garreau's[5]). Dieser brachte mittelst eines Kittes auf der Ober- und Unterseite eines Blattes eine tubulirte Glasglocke an (Fig. 32, p. 226) und bestimmte die Transspiration aus der Gewichtszunahme, die das in den Schälchen *c* und *c'* befindliche Chlorcalcium erfuhr. Die mit Oel gefüllten Manometer *m* und *m'* dienten zur Absperrung der Glocken. Von den zahlreichen Versuchen seien hier folgende mitgetheilt:

	Grösse der transspirirenden Blattflächen qcm	Verhältnisszahl der Spaltöffnungen		In 24 Stunden transspirirtes Wasser gr
Atropa belladonna	40	Oben	10	0,48
		Unten	55	0,60
Syringa vulgaris	20	Oben	100	0,80
		Unten	150	0,60
Tilia europaea	20	Oben	0	0,20
		Unten	60	0,49
Hedera Helix	20	Oben	0	0,00
		Unten	90	0,04

Nach dem Abschälen der Cuticula wird naturgemäss die Transspiration erheblich gesteigert, wie die mit Apfel, Cactusstengel u. s. w. angestellten Versuche ergaben[6]). Aus diesen ist übrigens zu ersehen, dass in Folge des

1) Vgl. z. B. Eder, Unters. über die Ausscheidung von Wasserdampf 1875, p. 102 Separatab. a. d. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72); Garreau in der noch anzuführenden Arbeit. Weitere Lit. bei Burgerstein.

2) Guettard, Histoire d. l'Académ. royale de Paris 1748, p. 579; 1749, p. 292.

3) Boussingault, Agron., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 353. Weitere Literatur bei Burgerstein II, p. 18.

4) Vgl. auch Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 129.

5) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III. sér., Bd. 13, p. 336. Vgl. auch v. Höhnel, Wollny's Forschung. auf d. Gebiete d. Agriculturphysik 1878, Bd. I, p. 320. — Eine ähnliche Methode wurde auch von Unger (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 327) und von Risler (Archiv d. scienc. phys. et natur. de Génève 1871, Bd. 42, p. 236) angewandt.

6) Boussingault, Agron., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 349; Nägeli, Sitzungsb. d.

oberflächlichen Abtrocknens und anderer Veränderungen die Transspiration allmählich wieder vermindert wird.

Auch schon durch das Abwischen von Wachsüberzügen wird eine gewisse Verstärkung der Transspiration erzielt[1]. Diese ist indess nicht an die Benetzung des Blattes gebunden, denn selbst eine von vielen feinen Kanälchen durchsetzte Wachsschicht wird durch Wasser nicht benetzt. Uebrigens vermag Wasserdampf, allerdings in sehr geringer Menge, durch eine dünne Fettschicht zu dringen[2] und schon Boussingault (l. c. p. 357) fand, dass die Transspiration der Blätter durch einen Fettüberzug nicht absolut verhindert wird.


Fig. 32.

Welche Momente es bewirken, dass das Abspülen der Blätter mit Wasser nur theilweise eine merkliche Steigerung der Transspiration veranlasst[3], mag hier unerörtert bleiben. Es ist ferner sehr wohl zu verstehen, dass zuweilen, aber doch nicht immer, die Hemmung der Transspiration einer Blattseite die Wasserausgabe aus der anderen Blattseite etwas steigert[4].

Es ist hier nicht geboten auf die Transspiration einzelner Pflanzen und Organe einzugehen, worüber das Bekannte bei Burgerstein zusammengestellt ist. Uebrigens sorgt auch bei manchen unterirdischen Organen die Umhüllung mit Kork (Rhizome, Knollen) oder mit Cuticula (Zwiebeln) für Beschränkung der Transspiration.

§ 39. Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Transspiration.

Da, wie schon § 38 betont wurde, äussere Einwirkungen sowohl direct, als indirect auf die Transspiration influiren, so ist der Erfolg auf die Pflanze nicht nach der Verdunstung an einer freien Wasserfläche zu beurtheilen. Denn mit den äusseren Verhältnissen ändert sich vielfach die Eigenschaft des transspirirenden Objectes und so kann es kommen, dass die Wasserverdampfung der

Münchener Akad. 1861, I, p. 288; Just, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1875, Bd. I, p. 11; Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII, Bd. 16, p. 76. — Vgl. de Candolle, Physiol., übers. von Röper, Bd. I, p. 90.

1) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III. sér., Bd. 13, p. 322; Haberlandt. Wiss. prakt. Untersuch. a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 156 und die bei Burgerstein II, p. 17 cit. Lit.

2) Laspeyres, Annal. d. Physik u. Chemie 1878, N. F., Bd. 2, p. 478.

3) Siehe d. Lit. bei Burgerstein II, p. 29.

4) Unger, Sitzungsbericht d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 340; Kohl, Transspiration 1886, p. 15.

invariablen Wasserfläche sehr erheblich zunimmt, während gleichzeitig die der Pflanze z. B. durch Schliessung der Stomata sehr stark zurückgeht. Zur Erzielung einer zweckentsprechenden Regulation ist ein solches Verhältniss durchaus nothwendig. Zum Causalverständniss eines Erfolges, der immer nur die Resultante aus allen maassgebenden Factoren vorstellt, muss aber nothwendig nicht allein der directe physikalische Einfluss der äusseren Factoren, sondern ebenso der indirecte Einfluss berücksichtigt werden, d. h. es muss auch den verschiedenen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten der Pflanzen Rechnung getragen werden. Eine Präcisirung der in einem gegebenen Falle maassgebenden Factoren ist oft recht schwierig und häufig nicht durchgeführt. Ohnehin wird die Aufgabe dadurch erschwert, dass es sich (wie schon hervorgehoben wurde) bei Variation der Aussenbedingungen nicht nur um transitorische, also um die mit den äusseren Bedingungen wieder rückgängig werdenden Verschiebungen, sondern auch um permanente Veränderungen, um sog. Accommodationen der Pflanze und ihrer Theile handelt.

Nachdem in § 38 im allgemeinen das Reactiosvermögen und die maassgebenden Einrichtungen und Mittel geschildert wurden, soll in Folgendem, wie es schon die Sachlage gebietet, der Gesammteffect in das Auge gefasst werden, der durch die Veränderung einer äusseren Bedingung erzielt wird. Wir gehen dabei speciell auf solche Erfolge ein, die durch die bleibenden Eigenschaften und deren transitorische Verschiebung bedingt werden.

Dampfsättigung. Seit Hales ist allgemein bekannt, dass die Transspiration mit zunehmender Dampfsättigung der Luft mehr und mehr vermindert wird[1]). Die Transspiration wird aber desshalb nicht etwa mit abnehmender Dampfsättigung dauernd vermehrt, da durch die Abnahme des Wassergehaltes in der Pflanze ein Fallen der Transspirationscurve bewirkt wird.

In einem dampfgesättigten Raum vermag die Pflanze natürlich Wasserdampf abzugeben, sobald sie wärmer ist, als die umgebende Luft. Da nun alle Pflanzen sich durch die Athmungsthätigkeit ein wenig erwärmen (Bd. II), so transspiriren sie vermöge dieser vitalen Thätigkeit in dampfgesättigter Luft[2]). Desshalb wird z. B. durch den sich stark erwärmenden Blüthenstand von Aroideen eine erhebliche Menge von Dampf hervorgetrieben, der sich an den Wandungen der überdeckenden Glocke condensirt[3]). In den meisten Fällen ist freilich diese physiologische Erwärmung und damit die davon abhängige Transspiration nur gering, doch reicht schon eine sehr geringe Temperaturerhöhung aus, um eine immerhin merkliche Wasserverdampfung zu erzielen, wie andererseits in gesättigter Luft schon durch eine geringe Temperaturerniedrigung eine Condensation von Wasser an der Pflanze oder an einem anderen Körper veranlasst wird

1) Versuche z. B. bei Unger, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 203. Andere Lit. bei Burgerstein II, p. 45; Eberdt, Transspiration 1889, p. 34. — Der Einfluss einer Wasserzufuhr, des Wassergehalts des Bodens u. s. w. ist nach § 38 u. 37 zu beurtheilen.

2) Die Lit., die zum guten Theil ziemlich kritiklos ist, findet sich bei Burgerstein II, p. 45 zusammengestellt.

3) Vgl. Bd. II, Wärmebildung. Ferner G. Kraus, Blüthenwärme bei Arum italicum 1884, p. 54.

(§ 27). Die Transspiration in einer wirklich dampfgesättigten Luft wird somit immer eine höhere Temperatur des Pflanzentheiles voraussetzen und anzeigen, doch kann aus verschiedenen Gründen die verdampfte Wassermenge nicht wohl zur Ermittelung der in der Pflanze erzeugten Wärmemenge benutzt werden[1]. — Dass durch unvollkommene Turgescenz die Dampftension nur wenig deprimirt wird, dass also die Pflanze auch in diesem Zustand nur ein wenig wärmer sein muss, als die Umgebung, um Wasserdampf in den dampfgesättigten Raum zu treiben, ist aus den physikalischen Fundamenten ohne weiteres zu entnehmen (vgl. § 27).

Die Temperatur der Pflanze und der Luft hat in jedem Falle, analog wie bei aller Wasserverdampfung, einen directen Einfluss auf die Transspiration, und ausserdem kommen indirecte Wirkungen in Betracht, da der Turgor der Zellen, die Wasseraufnahme und die Wasserbewegung, die Spaltweite u. s. w. von den Temperaturzuständen abhängen. Uebrigens transspiriren Pflanzen immer noch merklich bei Temperaturen unter Null. Burgerstein[2]) konnte für beblätterte Zweige von Taxus baccata bei —10,7 C. eine merkliche Transspiration feststellen, und gleiches fanden Wiesner und Pacher[3]) für blattlose Rosskastanienzweige, während die Temperatur dauernd unter Null lag und zuweilen bis —13 C. sank. Der Akt des Temperaturwechsels muss natürlich auch auf die Transspiration influiren, da u. a. Luft und Pflanze nicht gleich schnell dem Gange der Temperatur folgen und eine Ausdehnung der in der Pflanze eingeschlossenen dampfgesättigten Luft die Ausgabe von Wasserdampf begünstigt. Uebrigens wirkt ein Temperaturwechsel der Luft in weit höherem Grade auf die Transspiration, als auf die Befähigung zur Aufnahme von Wasser in die Pflanze[4]).

Die sichtbaren Strahlen des Spektrums müssen, sobald sie in der Pflanze in Wärmebewegung umgesetzt werden, in gleichem Sinne auf die Transspiration wirken wie eine auf anderem Wege erzielte Erwärmung. Ausserdem sind aber noch andere Einflüsse der Beleuchtung auf die Pflanze bekannt, die sicher nicht spurlos an der Transspiration vorübergehen. Ich erinnere an die mit der Beleuchtung variable Weite der Spaltöffnungen, an die täglichen Aenderungen der Gewebespannung und an den durch die Kohlensäurezersetzung in beleuchteten grünen Pflanzen veranlassten Gasaustausch. Nach den bis dahin vorliegenden Untersuchungen ergiebt sich der Regel nach als Resultante eine Vermehrung der Transspiration mit der Beleuchtung, eine Verminderung im Dunklen. Jedoch ist die Differenz gewöhnlich nicht sehr ansehnlich, so lange nur diffuses Licht in Betracht kommt, erreicht indess bei Pflanzen, welche auch im Dunklen die Spalten schliessen, auch grössere Werthe[5]). Bei directer Besonnung wird schon durch die Erwärmung die Transspiration der turgescenten Pflanzen

1) Die Bestimmung d. Eigenwärme d. Pflanze a. d. verdampfenden Wassermenge wurde vorgeschlagen von Sachs, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1857, Bd. 26, p. 326.

2) Burgerstein, Oesterreich. Bot. Ztg. 1875, Nr. 6.

3) Wiesner u. Pacher, Ebenda 1875, Nr. 5; Kohl, Transspiration 1886, p. 75; Eberdt, Transspiration 1889, p. 42; Burgerstein, l. c. II, p. 42.

4) Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 6, p. 189, ferner Eberdt, l. c. etc.

5) Stahl, Bot. Zeitg. 1894, p. 125. Vgl. § 31.

erheblich gesteigert. Ferner hat das Licht einen grossen Einfluss auf die Ausgestaltung und die Ausbildung der Pflanze und diesem Umstande, speciell der verschiedenen Ausbildung der Cuticula ist es zu verdanken, dass die etiolirten[1]) und die im Schatten[2]) wachsenden Pflanzen unter gleichen Bedingungen stärker transspiriren, als die von Anfang an in stärkerer Beleuchtung cultivirten.

Ueber eine Steigerung der Transspiration in diffusem Licht lassen schon die Versuche von Daubeny[3]) und Miquel[4]) kaum Zweifel und weiterhin ist diese Steigerung durch Baranetzky, Wiesner, Hellriegel, Kohl, v. Tieghem, Eberdt u. a.[5]) festgestellt worden. Da eine solche Steigerung nicht nur an grünen und etiolirten Pflanzen, sondern von Bonnier und Mangin[6]) auch an Pilzen beobachtet wurde, so kann sie nicht allein durch die vermehrte Oeffnung der Spalten im Lichte verursacht werden.

Zum Belege theile ich hier einige Versuche Wiesner's[7]) mit, in denen die Transspiration durch Wägung bestimmt wurde. Die kleine Maispflanze stand mit ihrer Wurzel, der Blüthenstand oder der Blüthenstiel der anderen Pflanzen mit dem abgeschnittenen Stengel in Wasser, das mit einer Oelschicht bedeckt war. Nach dem schon Gesagten kann es nicht überraschen, dass die Transspiration sich nicht sogleich auf einen constanten Werth einstellte und dass die mit dem Wechsel der Beleuchtung verknüpften Abweichungen nicht immer ganz gleichsinnig ausfielen, auch nicht immer mit den Resultaten völlig übereinstimmten, die andere Forscher mit anderen Pflanzen erhielten[8]). In der folgenden Tabelle ist nach Wiesner die von 100 qcm Fläche in einer Stunde abgegebene Wassermenge verzeichnet.

	Im Finstern	Im diffusen Tageslicht	Im Sonnenlicht
Pflanze von Zea Mais (etiolirt)	106 mgr	112 mgr	290 mgr
» » » » (grün)	97 »	114 »	785 »
Blüthe von Spartium junceum	64 »	69 »	174 »
» » Malva arborea	23 »	28 »	70 »

Wenn sich in dieser Tabelle die stärkste Vermehrung der Transspiration im Sonnenlicht für die grüne Maispflanze ergiebt, so ist diese offenbar wesentlich durch die stärkere Absorption der Lichtstrahlen bedingt. Denn durch die

1) Beispiele bei Wiesner, Unters. über d. Einfluss d. Lichtes u. d. strahlenden Wärme auf die Transspiration 1876, p. 21. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 74, Abth. I.

2) Beispiele bei v. Höhnel, Ueber d. Transspirationsgrösse d. forstl. Holzgewächse 1879, p. 21; Stahl, Einfluss d. sonnigen und schattigen Standorts 1883, p. 19; Kohl, Transspiration 1886.

3) Daubeny, Philosophic. Transact. 1836, I, p. 159.

4) Miquel, Annal. d. scienc. naturell. 1839, II. sér., Bd. 11, p. 43.

5) Vgl. die Lit. bei Burgerstein II, p. 34 u. Eberdt, Transspiration der Pflanze 1889, p. 4.

6) Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 301.

7) Wiesner, Ueber d. Einfluss d. Lichtes u. d. strahlenden Wärme auf die Transspiration 1876, p. 21. (Separatab. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 74, Abth. I.) — Entgegen Wiesner sind nach Kohl (l. c., p. 15) die Spalten d. etiolirten Maispflanzen ganz oder theilweise geöffnet.

8) Lit. bei Burgerstein II, p. 431.

damit verknüpfte stärkere Erwärmung muss, ebenso wie in todten Massen, die Wasserverdampfung gesteigert werden. Will man dieserhalb mit v. Tieghem[1]) von einer Chlorovaporisation sprechen, so sollen damit natürlich nicht die Chlorophyllkörner als Organe bezeichnet sein, die speciell auf eine Erhöhung der Transspiration im Sonnenlicht berechnet sind.

Den obigen Forderungen entsprechend wurde bei Beleuchtung mit einzelnen Spectralbezirken von Wiesner (l. c.) für grüne Pflanzen (Mais, Taxuszweige), von Comes[2]) auch für farbige Blüthen die kräftigste Anregung der Transspiration durch diejenigen Strahlen gefunden, welche am stärksten in dem Versuchsobject absorbirt werden. Da nun bei der Kohlensäurezersetzung in den Chlorophyllkörpern, durch Verwendung von Strahlen zur Arbeitsleistung, die Erwärmung um etwas vermindert werden dürfte, so würde dieserhalb durch die Assimilation eine Verminderung der Transspiration herbeigeführt werden. Doch kann es sich nur um eine mässige Abnahme handeln und es ist fraglich, ob die Zunahme der Transspiration, welche Deherain[3]) und Jumelle[4]) beobachteten, als sie durch Ausschluss von Kohlensäure die Assimilation suspendirten, in der angedeuteten Weise zu erklären ist. Wenigstens erhielten Kohl[5]), sowie E. und J. Verschaffelt[6]) in solchen Versuchen ein umgekehrtes Resultat und es ist wohl zu bedenken, dass schon durch eine directe oder irgend eine indirecte Wirkung der Kohlensäure oder durch andere Umstände die Transspiration genügend beeinflusst werden kann, um den Effect der etwas verminderten Wärmebildung zu verdecken.

Luftbewegung, Erschütterung. — Es ist allgemein bekannt, in welch hohem Grade der Wind austrocknend wirkt, somit die Transspiration befördert[7]). In erster Linie wird dieses durch die dauernde Fortführung des entstehenden Wasserdampfes, also durch die continuirliche Unterhaltung eines hohen Energiepotentiales bewirkt. Ausserdem werden bei genügender Windstärke die mechanischen Beugungen der Pflanzentheile (vgl. § 32) den Wechsel der Intercellularluft und damit insbesondere die stomatare Transspiration beschleunigen. In solchem Sinne müssen auch beliebige andere Erschütterungen wirken und wenn durch solche an Sprossen Spannungen ausgeglichen und Erschlaffungen erzeugt werden (Bd. II), so beeinflussen zugleich die damit erzielten Volumänderungen den Gasaustausch der Intercellularräume.

Nach den vorliegenden Erfahrungen pflegt eine kräftige Erschütterung turgescenter Pflanzen eine gewisse Steigerung der Transspiration hervorzurufen[8]).

1) Van Tieghem, Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1886, p. 88. — Ueber die Bedeutung rother Farbstoffe für das Erwärmen siehe Stahl, Annal. d. Jardin bot. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 148. Vgl. § 88.

2) Comes, Bot. Centralblatt 1880, p. 121. — Die weitere, theilweise unkritische Lit. bei Burgerstein II, p. 39.

3) Déhérain, Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 4, p. 177.

4) Jumelle, Revue générale d. Bot. 1889, Bd. I, p. 37; 1890, Bd. II, p. 417; 1891, Bd. III, p. 241.

5) Kohl, Transspiration 1886, p. 44.

6) E. u. J. Verschaffelt, Dodonaea 1890, Jahrg. II, p. 321. Vgl. auch Burgerstein II, p. 484.

7) Lit. bei Burgerstein II, p. 46; Eberdt, Transspiration 1889, p. 78. (Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 100.)

8) Baranetzky, Bot. Ztg. 1872, p. 89; Kohl, Transspiration 1886, p. 86; Eberdt, Transspiration 1889, p. 68.

Dass aber im Näheren die Resultate nicht ganz übereinstimmen, und u. a. theilweise eine nur transitorische, theilweise eine dauernde Vermehrung der Transspiration der erschütterten Pflanzen ergaben, ist bei einem Vorgang zu verstehen, der aus verschiedenen Variablen resultirt. Ist bis dahin ein Schliessen der Spalten durch Erschütterungen nicht bekannt (§ 31), so ist damit eine gewisse Veränderung der Spaltweite noch nicht ausgeschlossen und zudem kann schon die gesteigerte Transspiration regulatorisch Rückwirkungen ausüben.

Die Schwankungen des Luftdruckes sind normaler Weise zu gering, um den Wechsel der Intercellularluft wesentlich zu beeinflussen. Ein constant höherer oder niederer Stand des Barometers hat aber für die Ausgiebigkeit der Wasserverdampfung wenig Bedeutung und der verminderte Luftdruck auf hohen Bergen influirt desshalb direct nicht erheblich auf die Transspiration der Pflanzen hoher Berge [1].

Einfluss von Lösungen. So gut wie ein trocknerer Boden bewirken concentrirtere Lösungen eine Depression der Transspiration (§ 37). Indess wird die Transspiration schon durch normale Nährlösungen etwas verlangsamt und da ein schwacher Erfolg nach Burgerstein auch dann noch eintritt, wenn die Lösung weniger als 0,1 Proc. Salze enthält, so dürfte es sich hierbei nicht mehr um rein physikalische Effecte, sondern um indirecte Wirkungen, d. h. um Verschiebung der Transspirationsfähigkeit der Pflanze handeln. In solchem Sinne reagirt die Pflanze offenbar auf mancherlei Körper, wie aus verschiedenen Erfahrungen, insbesondere aus den Untersuchungen Burgerstein's [2] zu entnehmen ist, in denen öfters durch kleine Stoffmengen eine meist nur mässige Steigerung oder Verminderung der Transspiration beobachtet wurde.

Jedenfalls ist beachtenswerth, dass unter Umständen schon kleine Stoffmengen, vermuthlich auch wenn sie im Boden oder in der Bodenlösung geboten sind, in etwas auf die Transspiration influiren. Indess sind, wie es aus naheliegenden Gründen nicht anders zu erwarten ist, durchsichtige Gesetzmässigkeiten und gleichsinnige Wirkungen nicht beobachtet, und ich beschränke mich desshalb auf die kurze Erwähnung des Erfolges, welchen der Regel nach eine geringe Zugabe einer Säure oder eines Alkalis zu haben scheint. Wie Sachs [3] erkannte und Burgerstein (l. c.) näher feststellte, wird nämlich die Transspiration durch Säuren (Weinsäure, Oxalsäure, Salpetersäure, Kohlensäure u. s. w.) verlangsamt, durch Alkalien (Kali, Natron, Ammoniak) aber beschleunigt. Augenscheinlich geschieht das auch ohne Schädigung der Pflanze, welche indess durch 0,15—0,3 proc. Lösungen, welche Burgerstein verwandte, sicherlich öfters eintritt. Das nähere mag in den Arbeiten Burgerstein's nachgesehen werden, aus denen auch zu entnehmen ist, dass es einen verschiedenen Erfolg haben kann, wenn dieselbe Menge eines einzelnen Salzes zu reinem Wasser oder zu einer normalen Nährlösung gegeben wird.

---

1) Unklare Meinungen einiger Autoren sind bei Burgerstein II, p. 49 referirt.

2) Burgerstein, Untersuch. über d. Beziehung d. Nährstoffe zur Transspiration I. Reihe 1876 (Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 73, Abth. I); II. Reihe 1878 (ebenda Bd. 78, Abth. I) u. Materialen zu einer Monographie d. Transspiration 1888, II, p. 51.

3) Sachs, Versuchsst. 1859, Bd. I, p. 203. Weitere Lit. bei Burgerstein 1879, p. 51.

§ 40. Die Transspiration unter normalen Vegetationsbedingungen.

Unter den natürlichen Verhältnissen ist die Transspiration einer jeden Pflanze mit dem Wechsel der äusseren Bedingungen weitgehenden Schwankungen unterworfen, die ausserdem auch dadurch herbeigeführt werden, dass sich mit der fortschreitenden Entwickelung die Grösse der wirksamen Oberfläche, sowie die Qualität und das Reactionsvermögen der transspirirenden Organe verändert. Im Zusammenhang mit den klimatischen Verhältnissen kommt natürlich eine jährliche Periodicität der Transspiration zu Stande und zwar auch bei solchen Bäumen, die sich in unserem Winter nicht entlauben. Gänzlich freilich erlischt aus den früher angeführten Gründen die Transspiration in einem kalten Winter nicht, doch ist sie selbst für immergrüne Pflanzen verhältnissmässig gering und es ist wohl zu verstehen, dass nach Beobachtungen Guettard's[1]) eine Cypresse in 6 normalen Sommertagen mehr Wasser verdunstet, als in einem ganzen Wintermonat. Selbstverständlich verliert die Pflanze in den aufeinander folgenden Tagen sehr ungleiche Wassermengen, bei heiteren Tagen spielt sich aber aus naheliegenden Gründen die Transspiration gewöhnlich so ab, dass während des Tages mehr Wasser verdampft als während der Nacht, und wenn energische Thaubildung eintritt, wird die Transspiration jedenfalls auf sehr geringe Werthe reducirt[2]).

Mit dem jährlichen Entwickelungsgang würde sich die Transspirationscurve in sehr erheblichem Grade selbst dann verändern, wenn eine völlige Constanz der äusseren Verhältnisse hergestellt wäre. Unter constanten Bedingungen schwankt aber im Laufe eines Tages oder in kürzeren Intervallen die Wasserverdampfung nur wenig und jedenfalls tritt in diesem Zeitraume eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Periodicität nicht auffällig hervor. Eine solche vermochten die meisten Forscher[3]) überhaupt nicht zu erkennen, doch konnte Eberdt[4]) gewisse Schwankungen in der Wasseraufnahme bemerken. In der That dürften die bei Constanz der Aussenbedingungen fortdauernden Processe, die u. a. in Bewegungen, Spannungsänderungen, Wurzeldruck u. s. w. zum Ausdruck kommen, die Transspiration nicht ganz unbeinflusst lassen. Besonders ist es nicht unmöglich, dass bei gewissen Pflanzen in Verbindung mit solchen autonomen oder inducirten Vorgängen die Oeffnungsweite der Stomata gewissen Schwankungen unterliegt.

Unter günstigen Verhältnissen verdampfen manche turgescente Pflanzen sehr viel Wasser, wie aus den an verschiedenen Stellen gemachten Angaben

---

1) Guettard, Histoire de l'Académie royale 1749, p. 291. Ueber Transspiration d. Nadelhölzer im Winter vgl. Hartig, Bot. Ztg. 1861, p. 20.

2) Belege hierfür schon bei Hales. Ferner u. a. bei Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1861, Bd. 44, p. 214; F. Haberlandt, Wissensch.-prakt. Unters. 1877, Bd. 2, p. 151; J. Boussingault, Agron., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 299 u. s. w.

3) Siehe z. B. Baranetzky, Bot. Zeitg. 1872, p. 107; Barthélemy, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1081; Eder, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 374.

4) Eberdt, Transspiration 1889, p. 93; Vgl. auch Burgerstein II, p. 53.

zu ersehen ist. An heiteren Sommertagen werden von 1 cm^2 Blattfläche in 24 Stunden sehr gewöhnlich 1—10 gr Wasser verdunstet, doch giebt es auch Pflanzen, die unter denselben Bedingungen nur $^1/_{10}$ dieser Wassermenge abgeben[1]). Demgemäss erreicht die Transspiration bei Entwickelung einer mächtigen Oberfläche gewaltige Werthe. So fand Hales (l. c. p. 2) an einem trockenen Tage für eine Sonnenrose mit ungefähr 9 m^2 (90 Quadratfuss) Blattfläche einen Wasserverlust von 0,85 Kilo. Bei grossen Bäumen dürfte der Transspirationsverlust an besonders heissen Tagen 400 Kilo überschreiten, an Regentagen aber zuweilen auf einige Kilo herabgehen. Nach Calculationen von v. Höhnel (l. c. p. 40) verdampfte z. B. ein Birkenbaum mit circa 200000 Blättern an heissen Tagen 300—400 Kilo Wasser und derselbe Autor (l. c. p. 43) berechnet für einen 115jährigen Buchenbaum zwischen 1. Juni und 1. September als mittlere Transspirationsmenge für den Tag 75 Kilo. Die Wassermenge, die von den auf einem Hectar wachsenden 400—600 Stück 115jährigen Buchen zwischen 1. Juni und 1. December verdampft wird, schätzt v. Höhnel (l. c. p. 42) auf 2,4—3,5 Millionen Kilo.

Bei Ermittelung der angeführten Zahlen hat v. Höhnel versucht, dem Umstand Rechnung zu tragen, dass die Transspirationsbedingungen für die einzelnen Theile einer Pflanze nicht gleich günstig sind und dass insbesondere in geschlossenen Beständen das einzelne Individuum weniger Wasserdampf abgeben wird, als bei isolirter Stellung. Wegen ungenügender Berücksichtigung dieser Verhältnisse sind offenbar etwas zu hoch die von F. Haberlandt (l. c. p. 147) angeführten Werthe, nach welchen in einer Vegetationsperiode die auf einem Hektar erwachsenden Haferpflanzen 2277760 kg, die auf gleicher Fläche erwachsenden Gerstenpflanzen 1236710 kg Wasser transspiriren. Haberlandt berechnete ferner, dass die von einer einzelnen Pflanze im Laufe der Entwickelung verdunstete Wassermenge beträgt für Mais 14 kg (in 173 Tagen), für Hanf 27 kg (140 Tage), für Sonnenrose 27 kg (140 Tage), Mengen, die das Areal eines Hektars mit einer 227,8, resp. 123,7 mm hohen Wasserschicht bedecken würden.

Aus diesen Zahlen kann man ersehen, dass die jährliche Niederschlagsmenge (in Deutschland circa 600 mm) ansehnlicher ist, als der Transspirationsverlust der auf einer Fläche wachsenden Pflanzen, der während des Winters auf Null oder doch auf geringe Werthe zurückgeht. Ein solches Verhältniss ist auch nothwendig, sobald man ein ganzes Land in das Auge fasst, während natürlich die Zufuhr von Wasser durch Flüsse oder im Boden es ermöglicht, dass auf einem eng umschriebenen Gebiete zeitweilig oder auch durchschnittlich mehr Wasser verdampft, als durch Niederschläge zugeführt wird. Es kann indess nicht unsere Aufgabe sein, diese für die Vegetation und den gesammten

---

1) Fr. Haberlandt, Wissensch.-prakt. Unters. a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. II, p. 146; G. Haberlandt, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1892, Bd. 101, Abth. I, p. 807; v. Höhnel, Transspirationsgrössen d. forstl. Holzgewächse 1879. (Separat. a. Mitthlg. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterreichs) u. Forschungen a. d. Gebiete der Agriculturphysik 1881, IV, p. 438; Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 16, p. 80; Burgerstein, Material. zu einer Monographie der Transspiration 1889, II, p. 55 u. s. w.

Naturhaushalt überaus wichtigen Verhältnisse zu behandeln und vergleichende Blicke auf die Transspiration des bewachsenen und unbewachsenen Bodens zu werfen[1]).

Abschnitt III.

Ausscheidung von flüssigem Wasser.

§ 41. Uebersicht.

Eine Ausscheidung von flüssigem Wasser ist eine im Pflanzenreich verbreitete Erscheinung, die entweder an den intacten Pflanzen oder erst nach einer Verletzung bemerklich wird. Letzteres ist der Fall bei dem bekannten Phänomen des Thränens oder Blutens aus durchschnittenen Stengeln, dem sich indess in principieller Hinsicht das Hervortreiben von Wasser aus Wasserspalten oder anderen normal vorhandenen Ausführungsgängen anschliesst. Denn in allen diesen Fällen wird durch die secretorische Thätigkeit interner lebendiger Zellen Wasser in Gefässe, Intercellularen u. s. w. getrieben und vermöge des so erzielten Nachschubes und Druckes das Hervortreten an der geeigneten Stätte, also an dem Orte des geringsten Widerstandes zu Wege gebracht. Diese vermittelnden Ausführungsgänge und Bahnen fallen natürlich hinweg, wenn die activ secernirenden Zellen oberflächlich oder überhaupt frei liegen. In der That sind vielfach in Blüthen, an Blättern u. s. w. bestimmte oberflächliche Zellgruppen oder einzelne Haare mit einer Secretion von Flüssigkeit betraut und die gleiche Fähigkeit besitzen die Hyphen von nicht wenigen mehrzelligen oder einzelligen Pilzen.

In allen Fällen handelt es sich, wie auch bei animalischen Drüsen, um eine secretorische Leistung lebendiger Zellen, die aber nicht immer in derselben Weise erreicht wird und erreicht zu werden braucht. So ist, abgesehen von den Nectarien, die Wassersecretion wohl zumeist von der Existenz gelöster Stoffe ausserhalb der Zelle unabhängig, wird also durch intracellulare Thätigkeit und Fähigkeit ausgeführt; in diesem Falle soll der Vorgang als active- oder Drucksecretion bezeichnet werden. Wird aber der Wasseraustritt, analog wie bei der Plasmolyse, durch die osmotische Wirkung von Stoffen herbeigeführt, welche sich ausserhalb der Zelle befinden, so soll von osmotischer Saugung oder von plasmolytischer Wassersecretion die Rede sein. Eine solche ist in den Nectarien thätig, in welchen der extracellular befindliche Zucker in analoger Weise wasseranziehend wirkt, wie der Zucker, der auf die Schnittfläche einer Rübe oder Kartoffel gebracht worden ist. Desshalb secerniren, wie es die functionelle Bedeutung erfordert, auch die Nectarien der angewelkten Pflanzen, während Bluten und Secretion aus Wasserspalten nur bei voller Turgescenz zu Stande kommt, da ohne diese die active Secretion nicht möglich ist.

---

1) Vgl. z. B. Sachsse, Agriculturchemie 1888, p. 427; Wollny, Forschungen a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1881, Bd. 4, p. 85; Alessandri, Jahresb. d. Botan. 1888, I, p. 74.

Der einfachen Thatsache der Wasserausscheidung lassen sich schechterdings nicht die zu Grunde liegenden Ursachen ansehen. Soviel ist indess gewiss, dass ein gelöster Stoff unter allen Umständen eine äquivalente osmotische Wirkung ausübt, also bei einseitiger Anhäufung und entsprechender Beschaffenheit der Zellen eine einseitige Wasserbewegung hervorruft. Ohne Frage wirken auch in gegebenen Fällen active und plasmolytische Secretion in verschiedenem Grade zusammen und öfters ist überhaupt nicht näher bestimmt, welcher der beiden Vorgänge maassgebend ist oder in den Vordergrund tritt. Doch wird der Regel nach das Bluten, sowie die Wasserausscheidung aus Wasserspalten u. s. w. in entscheidender Weise durch active Secretion, die Wasserausscheidung in Nectarien dagegen durch plasmolytische Secretion herbeigeführt. Um osmotische Leistungen lebender Zellen handelt es sich in beiden Fällen, und auch in der plasmolytischen Secretion hat die lebensthätige Pflanze für die Herstellung der maassgebenden Bedingungen, in diesem Falle also für die geeignete Hinschaffung und Erhaltung der gelösten Stoffe zu sorgen, durch deren Wirkung die Wassersecretion bewirkt wird.

In der Wassersecretion liegt nur ein Specialfall der mannigfachen Austausch- und Ausscheidungsvorgänge vor, ohne die eine lebensthätige Zelle nicht existiren kann (vgl. u. a. § 23). Sofern nun einzelne Theile mit einer auffälligen Secretion betraut sind, kann man dieselben allgemein als Drüsen bezeichnen, gleichviel ob es sich um eine einzelne Zelle (Haare u. s. w.) oder um complicirt gebaute Organe handelt. Wie von Digestionsdrüsen, Zuckerdrüsen (Nectarien) u. s. w. kann man auch von Wasserdrüsen reden und gleichbedeutend mit dieser Bezeichnung mögen die Ausdrücke Emissarien (Moll)[1]) oder Hydathoden (Haberlandt)[2]) benutzt werden. Richtet man sein Augenmerk auf die Wasserausscheidung, so sind auch die Nectarien zu den Wasserdrüsen zu zählen, obgleich ihre functionelle Bedeutung auf der Schaffung und Secretion von Zucker beruht, der die Wasserausscheidung verursacht. Natürlich lassen sich diese Organe noch in verschiedener Weise, z. B. nach Gestaltung, morphologischem Charakter, nach Lage der real activen Zellen und der Ausführungswege u. s. w. rubriciren. Speciell der Austritt aus Wasserspalten u. s. w. ist von Burgerstein[3]) Guttation benannt worden.

In Folgendem gehen wir zunächst auf das am eingehendsten untersuchte Phänomen des Blutens ein, dessen causale Erklärung zugleich den Schlüssel für das Verständniss der activen Secretion aus unverletzten Organen liefert.

---

1) Moll, Untersuch. über Tropfenausscheidung u. Injection 1880. (Separatab. a. Mededeelingen d. Koninkl. Akad. d. Wetenschappen 2, Bd. 15.)

2) Haberlandt, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1894, Bd. 103, Abth. I, p. 494. — Alle wasserausscheidenden Organe sind befähigt, bei Wassermangel Wasser aufzunehmen, so wie die Wurzel umgekehrt zur Ausscheidung von Wasser zu bringen ist (vgl. § 34).

3) Burgerstein, Material. zu einer Monographie d. Transspiration 1889, I, p. 5.

§ 42. Das Bluten aus verletzten Pflanzentheilen.

Unter Bluten oder Thränen wird hier das Hervorpressen von Wasser aus Wundstellen verstanden, mögen diese nun durch Abschneiden des Hauptstammes, der Aeste, der Blätter, der Wurzeltheile oder durch Anbringen eines Bohrloches hergestellt worden sein. Ein solches Bluten ist seit alter Zeit für den Weinstock und für die Birke bekannt, von denen die letztere im Frühjahr grosse Mengen Saft aus Bohrlöchern liefert, während man bei dem Weinstock aus den abgeschnittenen Zweigen und Aesten Wasser hervortreten und abtropfen sieht. Diese Flüssigkeit wird mit einer gewissen, z. Th. mit erheblicher Energie hervorgetrieben, wie sich aus der Höhe der Wassersäule ergiebt, die in einem Glasrohre emporgetrieben wird, das man mit dem decapitirten Stengel verbunden oder in ein Bohrloch eingesetzt hat (Fig. 33, p. 238).

Zu solchem Bluten sind nicht allein die genannten, sondern viele Pflanzen befähigt, sofern in denselben eine genügende Sättigung mit Wasser erreicht ist. War diese Vorbedingung durch zuvorige Hemmung der Transspiration erfüllt, so kann sogleich mit der Verwundung Wasser ausfliessen, und dieserhalb thränt der Weinstock aus den Wunden, die im Frühjahr vor Entfaltung der Knospen angebracht werden. Besteht dagegen, wie es bei lebhafter Transspiration der Fall ist, in der Pflanze ein gewisser Wassermangel (§ 34), so saugt ein Aststumpf, ein Bohrloch u. s. w. zunächst und oft in erheblicher Menge Wasser ein, bevor das Bluten beginnt, das somit nie zu Stande kommt, wenn die Pflanze dauernd ausgiebig transspirirt.

Dieser Zusammenhang, somit auch die Fähigkeit, bei Hemmung der Transspiration im Sommer bluten zu können, wurde von Hofmeister[1]) richtig erkannt. Hofmeister wies auch Bluten an krautigen Pflanzen nach, während Ray[2]), der zuerst das Phänomen beobachtete, und Hales[3]), der es näher studirte, mit Holzpflanzen operirten. Diese und andere Forscher verlegten die Ursache des Blutungsdruckes allein in die Wurzeln, die allerdings Blutung zu erzeugen vermögen, wie aus den positiven Resultaten mit Stammstümpfen, einzelnen Wurzeln und Spitzentheilen von Wurzeln hervorgeht[4]). Die gleiche Fähigkeit besitzen indess viele oberirdische Stengel und überhaupt andere Organe, wie zuerst von Pitra[5]) und fernerhin von C. Kraus[6]) und Wieler[7]) nachgewiesen wurde. In der That muss ein Blutungsdruck in der Pflanze auch dann ent-

1) Hofmeister, Flora 1858, p. 1. Ebenso in Bericht der Sächs. Gesellsch. der Wissensch. zu Leipzig 1857, Bd. 9, p. 149.

2) Ray, Histor. plantar. 1686, Bd. 1, p. 8.

3) Hales, Statik 1748.

4) Derartige Versuche bei Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 201 und bei Dassen, F. Froriep's neue Notizen 1846, N. F., Bd. 39, p. 133; ferner bei Hofmeister C. Kraus u. A.

5) Pitra, Jahrb. f. wiss. Bot. 1877, Bd. 11, p. 437.

6) C. Kraus, Flora 1882, p. 2; 1883, p. 2; Forschung a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1887, Bd. X, p. 67.

7) Wieler, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 1.

stehen, wenn Wasser nur im Stengel oder nur in den Blättern von den activen Zellen aus in Gefässe u. s. w. getrieben wird[1]).

Werden z. B. beblätterte Zweige von Pinus sylvestris, Quercus Robur und Prunus cerasus u. a. bis an die Schnittfläche in Wasser getaucht, so beginnt diese nach einiger Zeit zu bluten. Es ist indess die Mitwirkung der Blätter nicht unbedingt nothwendig. Denn auch die entblätterten Stengel bluten, wenn durch Wegnahme der Korkschichten, nöthigenfalls durch partielle Entblössung des Holzkörpers für Wasseraufnahme, und durch Verschluss des Holzquerschnittes mit Lack oder mit einer Kautschukkappe dafür gesorgt ist, dass die eingepresste Flüssigkeit nicht durch die geöffneten Gefässe in das umgebende Wasser abfliesst. Sind hiernach active Zellen in dem Stengel vorhanden, so kommen solche doch auch, nach einigen positiven Erfahrungen, in den Blättern vor und diese mögen desshalb in gegebenen Fällen neben der Aufnahme und Zuführung von Wasser (§ 27) bei der Erzeugung des Blutungsdruckes mitwirken. Ein solcher wurde ebenso an Stengeln von Krautpflanzen, an Blüthenständen, Rhizomen, Zwiebeln u. s. w. beobachtet und wird z. B. durch das Hervortreten von Wassertröpfchen bemerklich, wenn Stücke von jüngeren Grashalmen einseitig in Sand gesteckt sind.

Durch die bevorzugte Wasseraufnahme ist ohne Frage die Wurzel am besten zur Entwickelung ausgiebiger Blutung befähigt. Dessenungeachtet fällt diese keineswegs immer ansehnlicher für den Wurzelstumpf aus, als für den abgeschnittenen Sprosstheil, ja bei einer Anzahl Pflanzen wurde sogar nur für den letzteren Blutung beobachtet. Indess ist aus diesen Versuchen aus verschiedenen Gründen kein sicherer Schluss auf die mehr oder minder hervorragende Betheiligung einzelner Organe zu ziehen. Soviel ist indess in jedem Falle gewiss, dass die verschiedenen Theile einer Pflanze und in diesen wiederum die einzelnen Zellen in den Blutungsvorgängen in sehr ungleichem Grade mitwirken.

Ohnehin ist die Blutungsfähigkeit nicht immer in derselben Weise vorhanden. Vielmehr ist dieselbe oft mit der Entwickelungsperiode veränderlich und wird unter Umständen erst durch bestimmte äussere Eingriffe hervorgerufen (§ 44). Hierdurch, sowie durch individuelle Besonderheiten erklären sich die widersprechenden Angaben, die über die Blutungsfähigkeit einzelner Pflanzen vorliegen[2]), Angaben, die sich zumeist auf die Wurzeln (und Stengelstümpfe) beziehen. Anscheinend ist indess die Mehrzahl der höheren Pflanzen immer oder zu gewissen Zeiten blutungsfähig, doch kann dasselbe Genus blutende und nicht blutende Pflanzen beherbergen und es ist desshalb nicht viel Gewicht darauf zu legen, dass die meisten der bisher untersuchten Coniferen nicht oder nur wenig thränten. Es ist ferner nicht zu verwundern, dass auch Moose bluten, da dieselbe Zellenthätigkeit zu Grunde liegt, die in der Wasserausscheidung durch Pilzfäden zum Ausdruck kommt. Indem ich auf die von Wieler (l. c. p. 2) gelieferte Zusammenstellung blutender Pflanzen verweise, bemerke ich noch, dass, ausser Weinstock und Birke u. a. folgende Pflanzen gute und zu Versuchen geeignete Bluter sind: Dahlia variabilis, Impatiens Sultani, Ricinus communis, Calla aethiopica, Zea mays, Nicotiana tabacum.

1) Von Brücke (Annal. d. Phys. u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 203 u. 206) wurde zuerst hierauf hingewiesen.

2) Näheres bei Wieler, l. c., p. 13.

Da sowohl bei gewissen Kräutern, wie bei manchen Bäumen ein Bluten vermisst wird, so kann letzterem eine generelle Bedeutung nicht zukommen. Ohnehin sind in der Transspirationszeit die Bedingungen für einen Saftfluss nicht vorhanden (§ 33). Damit ist indess nicht ausgeschlossen, dass in diesem Zustand eine angestrebte einseitige Beförderungsthätigkeit activer Zellen in der Wurzel die Ueberführung von Wasser in die Leitbahnen unterstützt oder auch im Stengel u. s. w. für Unterhaltung des leitfähigen Zustandes in den trachealen Bahnen thätig ist (§ 36), doch lässt sich zur Zeit nichts sicheres sagen. Die durch den Blutungsdruck erzielte Saftfülle hat ohne Frage einen gewissen Einfluss auf die Gesammtthätigkeit, die hierdurch im Frühjahr eine Begünstigung erfahren mag. Dafür spricht, dass durch das Einpressen von Wasser in abgeschnittene Zweige die Entfaltung der Knospen beschleunigt wird[1]). Das kann natürlich nur in gewissen Grenzen der Fall sein, weil eine zu weitgehende Injection die Wachsthumsthätigkeit herabdrückt (vgl. § 47).

Zur Messung des Blutungsdruckes kann der in Fig. 33 dargestellte Apparat dienen. Dem Stengelstumpf *s* (oder der Schnittfläche eines beblätterten Stengels





Fig. 33.

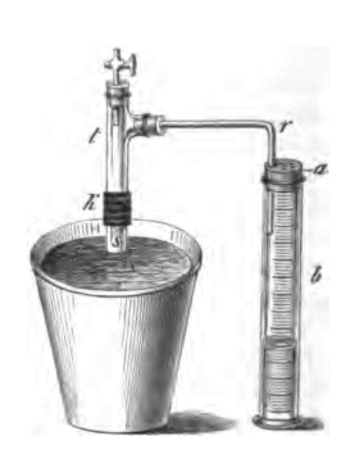


Fig. 34.

einer in Erde oder in Wasser cultivirten Pflanze) ist mittelst Kautschuks, der gut mit Draht oder Bindfaden umwickelt werden muss, das Glasrohr *t* angepasst, in welches mit Hilfe eines Kautschukkorkes das mit Quecksilber gefüllte Manometer *m* eingesetzt ist. Nachdem in das Rohr *t* Wasser gegossen ist, wird mittelst eines Kautschukkorkes das in eine Capillare ausgezogene Glasrohr *g* eingesetzt und die Capillarspitze so abgeschmolzen, dass keine Luft im Apparat bleibt. Durch Herunterschieben von *g* kann man das Quecksilber im Manometer steigen machen und so die Erreichung der endlichen Druckhöhe beschleunigen. Statt *g* kann man auch vortheilhaft einen Glashahn anwenden,

1) Böhm, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1863, Bd. 48, Abth. I, p. 12; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 242; Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 843.

wie es in Fig. 34 geschehen ist. In dieser Figur ist, um die Ausflussmenge zu bestimmen, anstatt des Manometers das abwärts gebogene Rohr *r* eingefügt, welches die Blutungsflüssigkeit in den Messcylinder *b* führt, der durch den Kork *a* nicht luftdicht geschlossen ist. Mit Hilfe eines Gummistopfens kann man ein Manometer oder ein Ausflussrohr in das an einem Stamme angebrachte Bohrloch einsetzen. Für diesen Zweck wurden von Schwendener[1]) pfriemförmige Einsatzstücke mit seitlichen Durchbohrungen benutzt.

Zur automatischen Aufzeichnung kann man nach dem Vorgang Baranetzky's[2]) die Stellungsänderung eines Bürettenschwimmers, der durch den ausfliessenden Saft gehoben wird, auf einer rotirenden Trommel (vgl. Bd. 2 Kap. Wachsthum und Bd. 1, § 38) registriren oder den Saft in Gläschen sammeln, die auf einer Scheibe befestigt sind, welche sich nach einer oder einigen Stunden plötzlich so weit dreht, dass ein neues Gläschen unter die Ausflussröhre zu stehen kommt. Diese Drehung wird in dem in Fig. 35 abgebildeten Apparat[3]) mit Hilfe einer (nicht abgebildeten) Contactuhr elektromagnetisch bewirkt. Uebrigens dürfte die photographische Registrirung[4]) von Ausfluss oder Blutungsdruck mit Vortheil anwendbar sein. Vielleicht kann bei der Registrirung des Druckes auch die Krümmung von Brudon's Federmanometer mit Nutzen verwandt werden[5]).

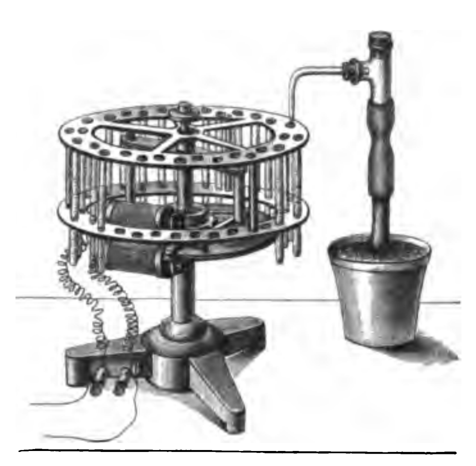


Fig. 35.

§ 43. Ausflussmenge und Blutungsdruck.

Nach dem Decapitiren einer völlig mit Wasser gesättigten Pflanze setzt das Bluten sogleich mit voller Energie ein, während es andernfalls erst nach einiger Zeit oder doch schwächer beginnt, um allmählich den Maximalwerth zu erreichen[6]). Nach 1—2 Tagen pflegt dann die Wassersecretion aus Wurzelstümpfen abzunehmen, und endlich zu erlöschen. Bei manchen Pflanzen ist dieses schon nach 4—7 Tagen erreicht, andere aber bluten länger und nach Th. Hartig[7])

1) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, p. 583.

2) Baranetzky, Unters. über d. Periodicität d. Blutens 1873, p. 19, 23. (Separat. a. d. Abhdlg. d. Naturf.-Ges. zu Halle Bd. XIII.)

3) Wird angefertigt vom Mechaniker Albrecht in Tübingen.

4) Vgl. über diese z. B. Langendorff, Physiol. Graphik 1891, p. 90.

5) (Vines, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 291.)

6) Baranetzky, Unters. über d. Periodicität d. Blutens. Abhdlg. d. Naturf.-Ges. zu Halle 1873, Bd. 13, p. 30; Brosig, Die Lehre v. d. Wurzelkraft 1876, p. 24.

7) Th. Hartig, Bot. Zeitg. 1862, p. 89.

kann die Wasserausscheidung der Holzpflanzen einen Monat, nach Humboldt[1] das Bluten des decapitirten Blüthenschafts von Agave bis 5 Monate anhalten. Die Abnahme des Ausflusses wird, abgesehen davon, dass das isolirte Wurzelsystem endlich in einen krankhaften Zustand übergeht, durch die Verstopfung in der Nähe der Schnittfläche verursacht (§ 36). Demgemäss wird durch Wegschneiden des unwegsamen Endstückes, wie schon Duhamel[2]) beobachtete, eine erneute Zunahme des Blutens aus dem Stammstumpfe erzielt.

Die mangelhafte Aufnahme von Wasser in Blätter und Zweige ist offenbar die Ursache, dass das Bluten abgeschnittener Sprosse erst nach einiger Zeit, sehr häufig erst nach 1 oder 2 Tagen seinen Anfang nimmt (Pitra, Wieler. Dafür spricht, dass das Bluten im allgemeinen bei Verwendung junger Zweige schneller, nach Injection mit Wasser zuweilen sogar sehr bald eintritt (Wieler). Unmöglich ist es indess nicht, dass in anderen Fällen sich allmählich die Blutungsbedingungen ausbilden, die auch in manchen inactiven Wurzelstümpfen erst nach gewissen Eingriffen geschaffen werden. Jedenfalls ist aber dieses Bluten eine Function lebendiger Pflanzen und hat nichts, wie Böhm[3]) annahm, mit Zersetzungserscheinungen zu thun, die natürlich durch Entwickelung von Gasblasen ein Hervortreiben von Wassertropfen veranlassen können.

Die Blutungsmengen sind sehr verschieden und es ist wohl zu verstehen, dass abgeschnittene Sprosse oft minder ausgiebig bluten. Bei kräftigem Bluten übertrifft die ausfliessende Wassermenge häufig schon in mässiger Zeit das Gesammtvolumen des Wurzelsystems, das also dauernd das aus dem Boden aufgenommene Wasser nach der Austrittsstelle befördert. So wurden u. a. nach Hofmeister[4]) von einer decapitirten Urtica urens in 2½ Tagen 11260 cmm Flüssigkeit ausgeschieden, während das Volumen des gesammten Wurzelsystems nur 1450 cmm betrug.

Beispiele starker Blutung. Aus dem Bohrloch einer 12jährigen Birke sammelte Wieler[5]) in 7 Tagen 36 L., also pro Tag circa 5 L. Saft und Clark[6]) gewann sogar aus Birkenarten in 1 Tag 6,8 kg. Canstein giebt die tägliche Blutungsmenge von Vitis vinifera auf 10—950 ccm an. Nach A. v. Humboldt[7]) stieg in einem decapitirten Blüthenschaft von Agave die tägliche Ausflussmenge bis 7,5 L. (375 Cubikzoll) und während der 4—5 Monate anhaltenden Blutung wurden 995 L. (50000 Cubikzoll) Saft ausgeschieden. Aus einem abgeschnittenen Musangastamm wurde sogar nach Lecomte[8]) während der Nachtzeit pro 1 Stunde 0,71 L. Wasser ausgeschieden.

Der Blutungssaft tritt aus dem Xylem und wesentlich aus den Tracheen und Tracheiden hervor[9]). Es liegen also analoge Verhältnisse vor, wie bei der

---

1) Cit. nach Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 85.
2) Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1764, Bd. I, p. 89.
3) Böhm, Bot. Ztg. 1880, p. 34.
4) Hofmeister, Flora 1862, Tabellen p. III.
5) Wieler, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 114.
6) Vgl. diese u. andere Angaben bei Wieler, l. c. Ferner Hofmeister, Detmer u. a.
7) Cit. nach Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 85.
8) Lecomte, Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 181.
9) Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, p. 575; 1892, p. 531; Stras-

Druckfiltration und wie bei dieser wird der Saft je nach Umständen mit oder ohne Luftblasen hervorgetrieben (vgl. § 36). Vielfach fehlen indess Luftblasen und sind bei voller Füllung der trachealen Elemente mit Wasser auch nicht zu erwarten, während sie erscheinen müssen, wenn die in den geöffneten trachealen Elementen vorhandenen Luftwasserketten in Bewegung gesetzt werden[1]).

Offenbar treiben also die activen Zellen vermöge ihrer Lage und Beschaffenheit das Wasser nach den trachealen Bahnen. Denn wenn diese Zellen Wasser in die Intercellularen pressten, so würden sich diese in den nicht transspirirenden Pflanzen mit Wasser füllen, wie es bei entsprechendem künstlichen Einpressen real geschieht und wie es bei den internen Wasserdrüsen der Fall ist (§ 48). Thatsächlich wird unter dem in der Pflanze zu Stande kommenden Druck das intercellulare Luftsystem gewöhnlich nicht oder nur mässig injicirt. Ein näheres Studium freilich, ob diese Freihaltung auch bei Constanz des höchsten Blutungsdruckes fortbesteht, liegt nicht vor. Hand in Hand mit dieser Frage wird ferner zu entscheiden sein, in wie weit durch die Secretionsthätigkeit der Wasserdrüsen oder durch andere Einrichtungen der Injection des luftführenden Intercellularsystems vorgebeugt wird (vgl. § 29, 47). Andererseits liefern die Wasserdrüsen Beispiele von localisirter Activität und von Druckfiltration des Wassers durch an sich inactive Parenchyme, so dass es nicht auffallen kann, wenn gelegentlich an Schnittflächen Blutungsflüssigkeit auch aus dem Holzparenchym oder aus dem Mark[2]) hervortritt.

Der durch das Manometer angezeigte Blutungsdruck vermag bei manchen Pflanzen, auch bei manchen Bäumen, nur eine Wassersäule von einigen cm zu heben und erreicht nur vereinzelt 1 oder gar 2 Atmosphären.

Eine Zusammenstellung der von Hales, Hofmeister, Horvath, Clark, Wieler u. A. beobachteten, übrigens sehr veränderlichen Druckhöhen ist bei Wieler[3]) zu finden. Nach der Höhe der gehobenen Quecksilbersäule betrug die Druckhöhe bei Morus alba 1,2 cm; Fraxinus excelsior 2,1 cm; Ricinus communis 33,4 cm; Urtica dioica 46 cm. Bei Vitis vinifera beobachtete schon Hales 107 cm und eine ähnliche Wirkung bringt Cucurbita pepo hervor. Für Betula lenta führt Clark 192 cm an und auch bei Betula alba sah Wieler den Druck über 139 cm steigen.

Der Blutungsdruck abgeschnittener und in Wasser gestellter Zweige kann, wie mitgetheilt ist, nach den Erfahrungen Pitra's höher oder geringer ausfallen als der Blutungsdruck der mit dem Wurzelsystem verbundenen Stammstümpfe. Als höchste Druckkräfte wurden von Pitra an abgeschnittenen beblätterten Zweigen beobachtet: Prunus cerasus 11,6 cm; Pinus sylvestris 11,4 cm; Betula 7,5 cm Quecksilberdruck. Bei Pitra sind auch vergleichende Versuche über den Blutungsdruck des Wurzelsystems und der oberirdischen Theile desselben Individuums mitgetheilt.

burger, Leitungsbahnen 1891, p. 859. Ausserdem Brücke, Annal. der Physik und Chemie 1844, Bd. 63, p. 181 u. s. w.

1) Lit. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 442; Hofmeister, Flora 1862, p. 102, 113; Baranetzky, l. c., 1873, p. 29; Strasburger, l. c., p. 847. — Auf die Bildung von Gasblasen in Folge von Zersetzungsvorgängen ist hier keine Rücksicht zu nehmen.

2) Vgl. C. Kraus, Forschung. auf dem Gebiete der Agriculturphysik 1888, Bd. X, p. 12, 24.

3) Wieler, l. c., p. 122.

Der an Manometern gemessene Druck, der annähernd den Blutungsdruck in der intacten Pflanze angiebt, ist natürlich kein Maassstab für die Energie, mit welcher die einzelnen activen Zellen arbeiten. Denn aus der Arbeit dieser und der Filtration durch minder oder gar nicht active Organe und Elemente resultirt der manometrisch gemessene Druck, und die Senkung der Quecksilbersäule nach künstlicher Erhöhung demonstrirt unmittelbar, dass der Druckwerth von den beiden genannten Factoren abhängt.

Dass bei solchen Versuchen kein Wasser aus Stengeln und Blättern tritt, die vermöge der Umkleidung mit Kork und Cuticula, überhaupt vermöge ihres Baues schwieriger permeabel sind, erklärt sich daraus, dass das Wasser leichter durch die Wurzeln filtrirt, dass somit das Zustandekommen einer Druckhöhe vermieden wird, die aus den oberirdischen Theilen (abgesehen von Wasserdrüsen) Wasser hervortreiben würde. Ohne Frage sind aber nicht alle Theile der Wurzel in gleicher Weise activ oder filtrationsfähig und desshalb kann sich in der intacten Pflanze sehr wohl eine gewisse Wassercirculation herstellen, durch die etwa Wasser von einer Wurzel zu einer andern Wurzel geführt oder auch innerhalb des Stengels eine bestimmt gerichtete Bewegung unterhalten wird[1]). Inwieweit und wie ausgiebig derartige Wasserbewegungen in der nicht transspirirenden Pflanze ausgeführt werden, darüber liegen noch keine entscheidenden Versuche vor.

Es gilt dieses auch für Wasserpflanzen, in denen solche Circulationen ebenfalls möglich sind. Versuche, aus welchen Unger[2]) eine solche folgerte, sind, wie Wieler[3]) darthat, nicht beweisend. Sauvageau[4]) und Strasburger[5]) aber haben ihre Vermuthungen nicht durch Experimente gestützt.

Der Blutungsdruck ist zwar in einem Stamme im allgemeinen um so niederer, je ferner vom Boden das messende Manometer angesetzt ist, jedoch nimmt der Druck durchaus nicht proportional der Höhe ab und oft ergeben die in benachbarten Bohrlöchern eingesetzten Manometer einen wesentlich verschiedenen Stand. Dieses geht schon aus Versuchen von Hales[6]) hervor und wurde durch Brücke[7]) u. A. bestätigt. Es ist dieses auch verständlich, wenn man beachtet, dass in Wurzel- und Stengeltheilen Wasser in die Gefässe u. s. w. gepresst wird, dass ferner die Ausgleichung der Druckunterschiede in der Pflanze Zeit erfordert, und dass desshalb eine Druckvertheilung wie in einem wassererfüllten Glasrohr nicht erreicht werden muss. Somit kann es nicht auffallen, dass das Wegschneiden eines tiefer gelegenen Astes einer Rebe das höher angesetzte Manometer nur langsam und relativ wenig sinken machte, und dass ferner das Aufrichten und Niederlegen eines Rebstockes den Stand eines angesetzten Manometers nicht entfernt so schwanken machte, wie es bei Erhebung eines mit Wasser

1) Vgl. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 264.

2) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 367.

3) Wieler, l. c., p. 12. (Hochreutiner, Revue général. d. Botan. 1896, Bd. 8, p. 165.

4) Sauvageau, Compt. rend. 1890, Bd. 111, p. 313.

5) Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 930.

6) Hales, Statik 1748, p. 67.

7) Brücke, Annal. d. Physik u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 195; Hofmeister, Flora 1858, p. 3 u. 1862, p. 117; Horvath, l. c., p. 44; N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1877, Bd. 1, p. 47 u. 269; Th. Hartig, Bot. Zeitg. 1863, p. 281 sowie in Luft, Boden- u. Pflanzenkunde 1877, p. 268; Schwendener, Sitzungsb. d. Berl. Akad. 1886, p. 583.

gefüllten Rohres der Fall sein würde[1]). Unter Umständen bringt allerdings eine angebrachte Verwundung eine erhebliche Senkung an Manometern hervor, wie es z. B. Horvath beobachtete, als er eine 2 mm dicke Wurzel von Helianthus annuus durchschnitt[2]).

Die Ausflussmenge ist ausser von der treibenden Kraft von dem Widerstand in der Bewegungsbahn der Flüssigkeit abhängig. Als Function von zwei Variablen muss demgemäss dem höheren Blutungsdruck keineswegs immer die grössere Ausflussmenge entsprechen. Ohnehin bezeichnet der Blutungsdruck einen endlichen Gleichgewichtszustand, welcher bis zu einem gewissen Grade nicht allein von der Schnelligkeit abhängig ist, mit der Wasser in die Pflanze getrieben wird. Uebrigens nimmt die Ausgiebigkeit dieses Eintriebes mit dem Blutungsdruck ab, und demgemäss steigt, wie seit Hales bekannt ist, ein Manometer um so langsamer, je höher die pressende Quecksilbersäule gehoben ist. Nothwendig muss desshalb, sofern in der Pflanze keine compensirende Reaction eintritt, die Ausflussmenge abnehmen, wenn auf der blutenden Schnittfläche ein Druck lastet[3]). Zu einem derartigen Versuche kann man den Apparat Fig. 33 (p. 238) benutzen, indem der offene Schenkel des Manometers in gewünschter Höhe umgebogen und das ausfliessende Quecksilber aufgefangen wird. Wählt man das Quecksilbergefäss des Manometers genügend gross, so ändert sich der Druck nur sehr allmählich mit dem Ausfluss. Dass letzterer mit Verminderung des äusseren Luftdruckes steigt, hat Detmer[4]) nachgewiesen.

Da auch die Stengeltheile Blutungsdruck erzeugen, kann man nicht von vornherein sagen, ob und in welchem Sinne die Blutungsmenge variirt, wenn beim Decapitiren kürzere oder längere Stammstücke stehen bleiben. In derartigen vergleichenden Experimenten mit Ricinus fand Detmer[5]) keine Differenz der Ausflussmenge, während diese in Versuchen Baranetzky's[6]) mit Ricinus und Helianthus annuus reichlicher für das längere Stammstück ausfielen.

Auf Beobachtungen über die ungleiche Menge von Blutungssaft, welche aus den in verschiedener Höhe in Baumstämme eingesetzten Manometern ausfloss[7]), kann nicht eingegangen werden, da nicht zu ersehen ist, in wie weit das Resultat durch Blutungsdruck, Qualität des Bohrloches, Eingreifen der Transspiration u. s. w. beeinflusst wurde. Es sei auch nur erwähnt, dass nach mehrfachen Beobachtungen im Frühjahr das Bluten aufwärts fortrückt, also ein tief am Stamme gelegenes Bohrloch früher als ein höher gelegenes Saft liefert[8]).

1) Siehe z. B. Hofmeister, Flora 1862, p. 117.

2) Weitere derartige Beobachtungen bei Th. Hartig, Bot. Zeitg. 1863, p. 281.

3) So fand es auch Sachs, Lehrb. 1874, IV. Aufl., p. 658. Nach den v. Chamberlain (Bullet. d. Laboratoire d. Genève 1897, Bd. II, p. 330) mitgetheilten Thatsachen antwortet die Pflanze mit einer beschleunigenden Gegenreaction. In Chamberlain's Arbeit wird aber ein Auseinanderhalten von directen Wirkungen und physiologischen Reactionen vermisst.)

4) Detmer, in Schenk u. Lürssen, Mittheilg. a. d. Gesammtgebiet d. Botan. 1874, p. 139 u. 153; Wieler, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 176.

5) Detmer, Beitrag z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 28.

6) Baranetzky, Abhandlg. d. Naturf.-Ges. z. Halle 1873, Bd. 13, p. 52.

7) Vgl. z. B. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 447.

8) Derartige Beobachtungen z. B. bei Knight (Treviranus, Beitr. z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 237); Brücke (l. c., p. 83); Schröder (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 120); Horvath (Beiträge u. s. w. 1877, p. 55).

Mit Beginn stärkerer Transspiration erlischt dann das Bluten gewöhnlich zuerst in den oberen Bohrlöchern.

Qualität des Blutungssaftes. Bei manchen Pflanzen unterscheidet sich der ausfliessende Saft nicht viel von Quellwasser, während in demselben bei anderen geringere oder auch grössere Mengen organischer Stoffe aufgelöst sind. So enthält der Saft von Ahorn und Birke, neben kleinen Quantitäten von organischen Säuren, Eiweissstoffen u. s. w., soviel Zucker, dass dieser daraus gewonnen und dass der Saft zur Bereitung eines alkoholischen Getränkes benutzt wird. Im Saft von Acer platanoides fand Schröder[1]) 1,15—3,4 Proc. Rohrzucker, also im günstigsten Fall beinahe soviel als bei Acer saccharinum, für welchen Clark[2]) einen Zuckergehalt von 3,57 Proc. angiebt. Dagegen liefern Tabak, Kartoffel, Sonnenrose, Weinstock und wohl die meisten Pflanzen sehr verdünnte Blutungssäfte. Da aber diese Pflanzen z. Th. höheren Druck als der Ahorn erzeugen, so ist ein Zusammenhang zwischen Druckhöhe und Concentration (osmotischer Leistung)[3]) des Blutungssaftes nicht vorhanden. Wohl aber ist bei Ansammlung von organischen Stoffen in den Wasserbahnen in diesen ein ausgiebiger Transport von Reservestoffen zu den transspirirenden Organen ermöglicht (§ 106).

Die Zusammensetzung des Blutungssaftes ist aber nicht constant und, abgesehen von anderen Ursachen, mit dem Bluten veränderlich. Durch dieses werden Stoffe und zwar bei ansehnlichem Saftausfluss in grosser Menge entführt, die andernfalls in der Pflanze verblieben wären. Selbst die regulatorische Zuckernachbildung kann nicht verhüten, dass der Saft bei energischem Bluten mit der Zeit etwas ärmer an Zucker wird[4]). Wenigstens lassen dieses Hauptresultat die vorliegenden Untersuchungen an Ahorn, Birke u. s. w. erkennen, wenn auch aus anderen Gründen, wie wohl zu verstehen ist, der Zuckergehalt oft in unbestimmter und specifischer Weise schwankt. Eine solche Stoffabnahme mit dem Bluten wurde ebenfalls von Ulbricht[5]) für den substanzarmen Saft der Sonnenrose gefunden und hiermit stehen einige anderweitige Beobachtungen im Einklang, in denen die Abnahme des specifischen Gewichts festgestellt wurde. — Wie die Zusammensetzung kann sich übrigens mit der Zeit auch die alkalische oder saure Reaction des Blutungssaftes ändern[6]).

Angaben über Blutungssäfte sind ferner zu finden bei Knight, Beiträge zur Physiolog. von Treviranus 1811, p. 162; Biot, Compt. rend. 1841, Bd. 12, p. 357; Unger, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1857, Bd. 22, p. 445; Peckolt, Jahresb. d. Chem. 1862, p. 89; Beyer, Jahresb. d. Agriculturch. 1867, p. 109; Neubauer, Jahresb. d. Botanik 1874, p. 854; Rotondi u. Ghizzoni, Jahresb. d. Botanik 1879, II, p. 366; Ravizza, Ebenda 1888, I, p. 68; Hornberger, Botan. Centralbl. 1888, Bd. 33, p. 227; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 22, p. 73; Wieler, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 158.

---

1) Schröder, Versuchsstation 1871, Bd. 14, p. 118 (auch für Betula). Vgl. ferner Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 261.

2) Clark, Flora 1875, p. 509.

3) Siehe Wieler, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 158.

4) Siehe auch A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 22, p. 156.

5) Ulbricht, Versuchsstat. 1865, Bd. 6, p. 468; 1866, Bd. 7, p. 185.

6) C. Kraus, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1884, p. 115; Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1888, Bd. 10, p. 6 u. s. w.

§ 44. Einfluss äusserer Verhältnisse.

Wie alle vitalen Vorgänge ist die Ausübung und die Ausgiebigkeit des Blutens in hohem Grade von äussern Verhältnissen abhängig. So wurde schon erklärt, wie und warum durch gesteigerte Transspiration das Bluten (Saftausfluss und Druckhöhe) herabgedrückt und bei genügender Wasserverdampfung aufgehoben wird. In analogem Sinne wirkt das Austrocknen des Bodens, das endlich ein völliges Zurücksaugen der in das Steigrohr ausgeschiedenen Flüssigkeit herbeiführt[1]).

Ebenso kann das Bluten durch die wasserentziehende Wirkung von Salzlösungen geschwächt oder negativ gemacht werden[2]) und Wieler beobachtete bei verschiedenen Pflanzen nach einiger Zeit ein völliges Sistiren des Blutens, als er der Nährlösung einer Wassercultur 1 Proc. Kalisalpeter oder 2 Proc. Glycerin zuführte. In diesem Falle aber kehrt nicht nur nach dem Entfernen der Salzlösung, sondern auch beim Verweilen in dieser das Bluten zurück (Wieler). In der That wird mit der gleichmässigen Vertheilung der Salzlösung die Ursache der Wasserbewegung nach dem salzreicheren Aussenmedium beseitigt und etwaige nachtheilige Wirkungen des plötzlichen Wechsels vermögen die Pflanzen durch allmähliche Accommodation an die concentrirtere Lösung bis zu einem gewissen Grad auszugleichen. Um vorübergehende Wirkungen und Accommodationen, die noch nicht causal aufgehellt sind, handelt es sich auch, wenn in einer Pflanze, die längere Zeit trocken gehalten war, nach dem Begiessen die Blutungsmenge sich vorübergehend über den Gleichgewichtszustand erhebt[3]) oder wenn nach einer künstlichen Erhebung der Quecksilbersäule diese unter die Druckhöhe sinkt, welche die unter constanten Bedingungen gehaltene Pflanze selbstthätig herstellt[4]).

Temperatur. Bei allzu niedriger Temperatur, wenn sie auch noch Wasseraufnahme zulässt (§ 37), wird das Bluten naturgemäss sistirt. Uebrigens geht aus den Beobachtungen im Freien und aus experimentellen Erfahrungen hervor, dass viele einheimische Pflanzen noch bei 0 C. merklich bluten. Dagegen bedarf es bei Ricinus nach Wieler + 1—3 C., bei Cucurbita melopepo nach Detmer 7—9 C., um ein Bluten zu ermöglichen[5]). Mit der Temperatur wird der Ausfluss erheblich gesteigert, doch ist es noch fraglich, ob die Curve bis in die Nähe der schädigenden Temperaturen dauernd steigt, oder schon früher nach Erreichung eines Optimums fällt. Auch ist noch unbekannt, ob bei allen

1) Versuche dieser Art bei Hales, Hofmeister, Flora 1858, p. 6; Detmer, Beiträge 1877, p. 84; Baranetzky, l. c., p. 31; Brosig, Die Lehre von der Wurzelkraft Breslau 1876, p. 25.

2) Wieler, Cohn's Beiträge d. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 52; Brosig, l. c., p. 25; Detmer, Mittheilg. a. d. Gesammtgeb. d. Botan. v. Schenk u. Lürssen 1874, Bd. I. p. 152.

3) Vgl. Wieler, l. c., p. 49. — Keine solche transitorische Steigerung beobachtete Gain, Revue général. 1895, Bd. 3, p. 80.

4) Wieler, l. c., p. 126.

5) Vgl. über dieses u. folgendes Wieler, l. c., p. 57.

Temperaturen das gleiche Verhältniss zwischen Ausflussmenge und Druckhöhe eingehalten wird.

In Obigem ist natürlich nur die Thätigkeit bei constanten Temperaturgraden, nicht aber der physikalische Effect des Temperaturwechsels berücksichtigt, der durch die Volumschwankungen von Gasen u. s. w. ein vorübergehendes Hervorpressen oder Einsaugen von Flüssigkeit erzeugt (§ 37) und hierdurch den Stand des Manometers erheblich verändert. Durch solche transitorische Wirkungen kann aber nicht das Bluten bei constanter Temperatur erzeugt werden, wie es Sarrabat[1]) und Matteucci[2]) irriger Weise annahmen. Ebenso ist Hofmeister[3]) im Irrthum, wenn er das constante Bluten aus den mit der Gewebespannung verknüpften Druckwirkungen und Volumenänderungen zu erklären versucht.

Licht; Schwerkraft. Offenbar hat das Licht einen gewissen Einfluss, wie sich aus der Besprechung der täglichen Periodicität des Blutens ergeben wird. Von einer directeren Beeinflussung des Blutens durch die Schwerkraft ist nichts bekannt; Wieler[4]) fand für inverse und normale Stellung der Pflanze dieselbe Ausflussmenge.

Sauerstoff, Chloroform. Während der Turgor fortbesteht, hört mit Entziehung des Sauerstoffs die wasserhervortreibende Thätigkeit der activen Zellen auf. Wenigstens darf dieses nach den Versuchen Wieler's[5]) mit intacten Keimpflanzen von Gramineen angenommen werden, welche die Wasserausscheidung einstellten, sobald die Luft vollständig durch Wasserstoff verdrängt war. — Als eine vitale Function wird diese Wasserauspressung sowie das Bluten auch dadurch gekennzeichnet, dass Chloroformieren die Thätigkeit sistiert. Wieler[6]) erreichte dieses, indem er Wurzelsysteme von Keimpflanzen und von älteren Wasserculturen in verdünntes Chloroformwasser brachte. Da dieses aber bei gesteigerter Concentration leicht schädlich wirkt, so wird nicht immer ein entscheidendes Resultat erhalten.

§ 45. Periodicität des Blutens.

Mit dem Entwickelungsgang und der Periodicität des Pflanzenlebens dürfte die Blutungsthätigkeit allgemein Schwankungen unterworfen sein. Speciell für die Holzpflanzen liessen schon ältere Beobachtungen eine jährliche Periodicität vermuthen. Diese wurde aber erst von Wieler[7]) sichergestellt, dem die

1) Sarrabat, citirt nach Dutrochet, Mémoires 1837, p. 199.

2) Matteucci, vgl. Hofmeister, Flora 1862, p. 101.

3) Hofmeister, l. c., p. 171. Aehnliche Vorstellungen finden sich bei G. Kraus u. Detmer, vgl. Wieler, l. c., p. 152.

4) Wieler, l. c., p. 70.

5) Wieler, l. c., p. 68.

6) Wieler, l. c., p. 69.

7) Wieler, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 72, u. Tharander, Forstl. Jahrb. 1893, Bd. 43, p. 156. Die ältere Lit. (Ray, Hartig, Hofmeister etc.) ist bei Wieler (l. c., p. 73) nachzusehen.

Operation mit Topfpflanzen erlaubte, eine Constanz der Aussenbedingungen zu verschiedenen Jahreszeiten herzustellen. Nach diesen Beobachtungen scheint die Mehrzahl der in eine Winterruhe übergehenden Holzpflanzen die Blutungsfähigkeit für eine kürzere oder längere Zeit sogar ganz zu verlieren. Im Durchschnitt erwies sich z. B. (l. c. p. 84) Vitis vinifera nur im Januar, Acer platanoides nur im November blutungsunfähig, während Betula alba zumeist im November und December, Ampelopsis quinquefolia von November bis April, Populus canadensis von August bis Mai nicht bluteten. Die Curve der Blutungsthätigkeit hat also sicherlich ein Maximum aufzuweisen, das, soweit die lückenhaften Erfahrungen über den Blutungsdruck ein Urtheil gestatten, in die Frühjahrsmonate zu fallen scheint (Wieler, l. c. p. 119). Voraussichtlich fällt mit dem höchsten Druck das ausgiebigste Bluten zusammen, für welches der genaue Verlauf der Periodicität aus verschiedenen Gründen noch schwieriger zu ermitteln ist.

Ohne jede Frage ist diese Periodicität des Blutens nur ein Ausfluss der sich alljährlich wiederholenden Zustandsänderungen. Da es sich aber um eine bestimmte Einzelfunction handelt, so ist nicht nöthig, dass das Bluten mit dem Erlöschen des Wachsens zum Stillstand kommt. Denn so gut wie die Pflanze im ganzen Jahre, wenn auch in verschiedenem Grade zur Athmung oder zur Reaction auf Verwundungen befähigt ist, mag es auch Pflanzen geben, in denen die Blutungsfähigkeit nie erlischt. Ohnehin ist diese bei einigen der angeführten Pflanzen im tiefsten Winterschlaf vorhanden und nach den Beobachtungen Wieler's fällt der höchste Blutungsdruck nicht immer mit der Zeit zusammen, in der das Austreiben von Knospen oder die Neubildung von Wurzeln mit grösster Energie angestrebt wird[1].) Immerhin deutet das höchste Ansteigen des Blutungsdruckes im Frühjahr darauf hin, dass derselbe gerade in dieser Periode den Pflanzen von Nutzen ist (§. 42).

Bei solcher Verkettung muss sich unvermeidlich die Blutungsperiode verändern, wenn die gesammte Jahresperiode verschoben oder aufgehoben wird (Bd. II). Indess fordert natürlich die Präsenz und ebenso das Erwachen des Blutens nicht, dass zugleich die ganze Winterruhe unterbrochen und ein Austreiben der Knospen verursacht wird. In der That wird letzteres nicht durch gewisse Eingriffe herbeigeführt, durch welche Wieler das Bluten in der normalen Ruhezeit veranlassen konnte. Die äusseren Eingriffe, durch welche solches gelang, kommen aber immer nur als veranlassende Ursachen in Betracht, und so ist von vornherein zu erwarten, dass nicht bei allen Pflanzen und nicht unter allen Umständen derselbe Erfolg eintritt. Als Folge solcher Reactionsfähigkeit wird gewiss auch in der Natur eine Pflanze gelegentlich zu ungewöhnlicher Zeit zur Blutungsthätigkeit gebracht werden.

Ein solches Erwecken des Blutens in der Ruhezeit erreichte Wieler (l. c. p. 93) bei verschiedenen Holzpflanzen, indem er nach dem Decapitiren der Pflanze die Töpfe wiederholt während 12 Stunden auf 37—39 C. erwärmte. Einmal in Gang gebracht, hielt dann das Bluten öfters fernerhin an. Einige Pflanzen wurden ferner dadurch zum Bluten umgestimmt, dass das Wurzelsystem für einige Zeit in Salzlösungen gebracht und dann in Wasser oder normale Nährlösung zurück-

1) Wieler, l. c., p. 107.

versetzt wurde (l. c. p. 87). Auch dadurch, dass der Stammstumpf mit einer Luftpumpe verbunden und über ihm ein stark luftverdünnter Raum hergestellt wurde, brachte Scheit und ebenso Wieler (l. c. p. 96) einige Pflanzen zum Bluten.

Unter den natürlichen Vegetationsbedingungen verursachen äussere Verhältnisse, insbesondere die Transspiration oft, dass ein positiver Blutungsdruck nicht zu Stande kommt. Ein solcher wird bei Holzpflanzen in der Sommerzeit gewöhnlich gar nicht gefunden, während er bei Krautpflanzen unter günstigen Verhältnissen häufig in der Nacht hergestellt wird. Die Eliminirung des Blutungsdruckes in Bäumen ergiebt sich als nothwendige Folge der mit der Entfaltung der Knospen zunehmenden Transspiration, mit der zunächst die täglichen Schwankungen des Quecksilberstandes in einem in den intacten Stamm eingesetzten Manometer von Tage zu Tag ansehnlicher werden[1]).

Saftausfluss und Druckhöhe zeigen ferner in kürzeren Zeiträumen mehr oder minder auffällige Variationen, die an decapitirten Stengeln und Wurzeln und zwar auch dann hervortreten, wenn die äusseren Verhältnisse vollkommen constant sind und jede Wasserverdampfung vermieden ist. So weit zu ersehen, handelt es sich hierbei um eine tägliche Periodicität und um Oscillationen in kürzeren Intervallen, die in analoger Weise bei anderen Lebensäusserungen, und zwar in viel auffälligerer und klarerer Weise bei Wachsthums- und Bewegungsvorgängen gefunden werden (Bd. II). Offenbar besteht eine causale Verkettung zwischen diesen und anderen Schwankungen, die sämmtlich die Folgen und die sichtbaren Symptome der veränderten inneren Thätigkeit sind. Indess ist dieser Zusammenhang noch nicht aufgehellt und da die vorliegenden Untersuchungen keinen befriedigenden Aufschluss über die Periodicität der Blutungsvorgänge bieten, so wird das Zustandekommen einer täglichen Periodicität im Pflanzenleben besser erst im Zusammenhang mit Wachsthums- und Bewegungsvorgängen behandelt (Bd. II). Ohnehin ist nicht einmal bekannt, ob Druckhöhe und Ausflussmenge gleichsinnig variiren. Wahrscheinlich ist es freilich, dass mit dem Druck auch die Ausflussmenge steigt, doch scheint nach den vorliegenden Untersuchungen eine genaue Coincidenz öfters nicht zuzutreffen[2]).

Die tägliche Periodicität wurde zuerst von Hofmeister[3]) erkannt und näher von Baranetzky[4]), ferner von Detmer[5]), Brosig[6]) und Wieler[7]) untersucht. Nach diesen Studien ist eine ausgesprochene Tagesperiode nicht in allen Fällen zu finden und es scheint sogar fraglich, ob sich das Maximum

1) Vgl. u. a. Hales, Statik 1748, p. 68, 73 u. a.; Brücke, Annal. d. Physik und Chemie 1844, Bd. 63, p. 193; Hofmeister, Flora 1858, p. 6; Th. Hartig, Bot. Zeitung 1861, p. 17. — Die Abnahme der Manometerschwankungen, die Brücke bei Fortdauer der Versuche am Weinstock fand, fallen wesentlich auf die verminderte Filtrationsfähigkeit des Holzes und die dadurch erschwerte Ausgleichung der Druckdifferenzen.

2) Wieler, l. c. p. 146; Hofmeister, Flora 1862, p. 114. — Bei Operiren mit abgeschnittenen Zweigen beobachtete Pitra (l. c.) keine täglichen Druckschwankungen.

3) Hofmeister, Flora 1862, p. 106.

4) Baranetzky, Unters. über d. Periodicität d. Blutens in Abhandlg. d. Naturf.-Ges. zu Halle 1873, Bd. 13, p. 3.

5) Detmer, Beiträge z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 41.

6) Brosig, Die Lehre von d. Wurzelkraft 1876, p. 30.

7) Wieler, l. c., p. 129. Näheres ist an dieser Stelle zu finden.

für dieselbe Pflanze annähernd zu derselben Zeit einstellt. Solches wurde freilich von Baranetzky beobachtet, der, ähnlich wie es bei Wachsthumsvorgängen der Fall ist, das Maximum des Ausflusses zu specifisch verschiedener Zeit und zwar theils in den Morgen-, theils in den Nachmittagsstunden fand. Jedoch enthalten die vorliegenden Untersuchungen in der That manche Widersprüche, wie des näheren bei Wieler zu ersehen ist, der sogar für zwei Individuen von Alnus glutinosa eine gerade entgegengesetzte Blutungscurve erhielt (l. c. p. 136).

Möglich, dass überhaupt die Periodicität des Blutens nur eine Folge und somit eine Begleiterscheinung anderweitiger periodischer Vorgänge in der Pflanze ist und als Resultante verschiedener Processe, zu welchen auch die Reaction auf Verwundungen zählt, je nach Umständen ungleich ausfällt. Natürlich ist auch bei solchem Zusammenhang möglich, dass die tägliche Periodicität des Blutens, so gut wie die tägliche Periodicität des Wachsens und Bewegens, durch den periodischen Wechsel von Beleuchtung u. s. w. inducirt wird, d. h. in Verband mit Vorgängen, mit welchen ohnehin Turgor- und Druckschwankungen verknüpft sind. Bei Behandlung dieser Wachsthums- und Bewegungsvorgänge soll auch näher dargethan werden, wie bei rhythmischer Wiederholung der äusseren Bedingungen durch gleichsinniges Zusammengreifen von Nachwirkungen und neuen Anstössen allmählich eine ausgiebige Periodicität zu Stande kommt. Uebrigens wird bei entsprechendem Zusammenwirken auch einem Pendel allmählich eine ansehnliche Schwingungsamplitude beigebracht, die nach Aufhören der wirkenden Ursache einige Zeit nachwirkt.

Nach Baranetzky wird in der That die tägliche Periodicität des Saftausflusses durch den Tageswechsel inducirt, fehlt demgemäss jungen Pflanzen und kommt durch Beleuchtungswechsel mit der Zeit zur Ausbildung. Mit Verschiebung der Beleuchtungszeiten beobachtete demgemäss Baranetzky eine Verschiebung der Tagesperiode und es steht damit nicht gerade im Widerspruch, dass Brosig (l. c. p. 35) in einem solchen Versuche mit einer bestimmten Pflanze keinen derartigen Erfolg erzielte und dass manche Pflanzen überhaupt keine Tagesperiode des Saftausflusses erkennen lassen (Baranetzky u. s. w.). In causaler Hinsicht ist aber zu beachten, dass in der transspirirenden Pflanze während der Inductionszeit ein positiver Blutungsdruck gar nicht vorhanden zu sein pflegt. Hiernach muss es eher wahrscheinlich dünken, dass die Periodicität in dem späterhin realisirten Bluten sich als eine Folge anderweitiger inducirter periodischer Thätigkeiten ergiebt. Uebrigens ist die Wurzel, an welcher die Periodicität des Saftausflusses gemessen wurde, dem Beleuchtungswechsel nicht direct unterworfen.

§ 46. Mechanik des Blutens und der Wassersecretion.

Zum Zustandekommen des Blutens bedarf es in jedem Falle lebendiger Zellen, aus denen mit genügender Energie Wasser in tracheale Elemente oder in Intercellularen u. s. w. getrieben wird. Bei der richtigen Anordnung solcher Zellen ist die Gestaltung der Blutungsvorgänge ohne weiteres verständlich. Denn wenn von den umgebenden Zellen Wasser in den luftführenden Raum *h* (Schematische Fig. 36) gepresst wird, so muss die Flüssigkeit endlich aus der Schnittfläche herausfliessen, oder, wenn auf dieser ein Manometer angebracht ist, das Queck-

silber so lange in die Höhe treiben, bis die mit dem Drucke steigende Filtration dem Wassereintrieb das Gleichgewicht hält. Diese Druckhöhe muss nothwendig geringer ausfallen, wenn eine Anzahl der umgebenden Zellen inactiv wird, da dann durch diese nach wie vor Wasser filtrirt, während die in der Zeiteinheit in den Binnenraum beförderte Wassermenge abnimmt. In diesem Falle wird, wie überall, wo an bestimmten Stellen die Filtration überwiegt, eine gewisse Circulation des Wassers zu Stande kommen und wir hatten schon Gelegenheit, auf die Wahrscheinlichkeit einer Wassercirculation in Pflanzen hinzuweisen (§ 43). Für die Entwickelung eines möglichst hohen Blutungsdruckes ist es also günstig, wenn die inactiven Partieen, z. B. die Zone *c* in Fig. 36, Wasser in nur geringem Grade filtriren lassen. Doch wird im allgemeinen der resultirende Blutungsdruck nicht diejenige Intensität erreichen, zu welcher die activsten Zellen befähigt sind.

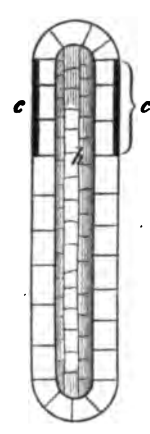


Fig. 36.

Ein solcher Blutungsdruck kann natürlich überall, wo die Bedingungen gegeben sind, also sowohl in Wurzel, als auch in Sprossen zu Stande kommen. Zur Erfüllung dieser Bedingungen müssen die activen Zellen nicht gerade an die Tracheen oder an andere das Wasser aufnehmende Räume angrenzen, obgleich eine derartige Lage im allgemeinen am vortheilhaftesten sein dürfte. Thatsächlich sind lebende Zellen des Holzkörpers, also Markstrahlen, Holzparenchym u. s. w. zur Erzeugung des Blutungsdruckes befähigt, da Stengel und Wurzel auch nach der Entrindung bluten[1]). Dagegen ist noch nicht erwiesen, ob z. B. die das Wasser zunächst aufnehmenden Oberhautzellen der Wurzel für sich allein Bluten erzeugen und ob sie überhaupt activ mitwirken.

Als Leitbahnen sind die trachealen Elemente auf das beste befähigt, das in sie eingepresste Wasser selbst zu fern gelegenen Wund- und Austrittsstellen zu befördern. In principiell gleicher Weise kommt auch der Blutungsdruck in den Wasserdrüsen zu Stande, gleichviel ob die den Intercellularraum umgebenden Zellen selbst activ sind oder ob sie nur als Filtrationswege dienen. Auch bei der Kanne von Nepenthes handelt es sich um das Auspressen von Wasser in einen Hohlraum. Mit Rücksicht auf die Entwickelung an ganz verschiedenen Stellen habe ich es vermieden, den Blutungsdruck in der bisher üblichen Weise als Wurzeldruck zu bezeichnen. Welche Zellen gerade die activen sind, das muss eben von Fall zu Fall ermittelt werden.

Allen diesen Wasserausscheidungen liegt stets die secretorische Leistung lebender Zellen zu Grunde, die wie ebenfalls schon § 41 betont wurde, nicht überall auf dieselbe Weise erreicht wird und erreicht werden muss. An dieser Stelle wurden auch bereits in causaler Hinsicht eine active oder Drucksecretion und eine plasmolytische Secretion (osmotische Saugung) unterschieden, je nachdem allein durch intracellulare Thätigkeiten und Dispositionen das Hervortreiben

1) Siehe die Versuche über Bluten entrindeter Zweige § 42. Die Fortdauer des Blutens der Wurzel von Richardia aethiopica nach Entfernen der Rinde stellte fest Wieler, Cohn's Beiträge z. Biologie 1893, Bd. 6, p. 46.

von Wasser aus der Zelle erzielt wird, oder je nachdem die osmotische Wirkung eines ausserhalb des Protoplasten befindlichen Stoffes das Hervortreten von Wasser bewirkt[1]).

Eine solche plasmolytische Wasserausscheidung liegt in den Nectarien vor (§ 49). In der That ist mit der extracellularen Existenz des Zuckers oder irgend eines anderen löslichen Stoffes — Permeabilität der Wandungen vorausgesetzt — ein Hervorsaugen von Wasser aus den angrenzenden Geweben bis zur Herstellung des Gleichgewichts, eine physikalische Nothwendigkeit. So lange also der osmotisch wirksame Stoff extracellular erhalten wird, tritt sogar beim Welken kein Abtrocknen ein und jeder Wasserverlust durch Transspiration steigert (durch Concentrirung der Lösung) die osmotische Energie, mit der die extracellulare Lösung auf die anstossenden Zellen wirkt.

Dieses und anderes ergiebt sich als nothwendige Consequenz aus den Bedingungen und den Gesetzmässigkeiten der osmotischen Verhältnisse und Wirkungen (Kap. IV). Aus diesen folgt ebenso unmittelbar, dass schon ein ansehnlicher Filtrationsdruck erzeugt wird, wenn zu beiden Seiten einer Zelle oder einer Gewebeplatte aus lebendigen Zellen nur eine geringe Concentrationsdifferenz besteht. Denn schon eine Differenz von 0,1 Kaliumnitrat würde dasselbe leisten, wie der Druck einer Quecksilbersäule von 27 cm, bei einem Unterschied von 1 Proc. Salpeter aber würde das Wasser ebenso durch die Zellen getrieben, wie durch einen Druck von 3,5 Atmosphären (vgl. Tab. p. 129).

In den Nectarien ist es unzweifelhaft zunächst auf die Secretion von Zucker u. s. w. abgesehen und die Wasserausscheidung ist nur eine Folge, also eine Begleiterscheinung. Wo aber die Erzeugung von Blutungsdruck, bezw. die Ausscheidung von flüssigem Wasser Ziel und Zweck ist, da scheinen allgemein die maassgebenden Zellen intracellular, d. h. mit Drucksecretion zu arbeiten. Dieses muss unbedingt dann der Fall sein, wenn reines Wasser oder doch eine so verdünnte Lösung secernirt wird, dass mit ihr die beobachtete Druckleistung nicht erreichbar ist. Das ist aber mehrfach, u. a. bei dem Weinstock der Fall, dessen Blutungsdruck eine Atmosphäre übersteigt, obgleich der Saft nicht viel mehr Substanz enthält, als etwa Flusswasser[2]).

Für die Entwickelung des Blutungsdrucks durch plasmolytische Secretion ist es ungünstig, dass Concentrationsdifferenzen in der extracellularen Flüssigkeit ziemlich leicht ausgeglichen werden, also günstige Bedingungen für eine einseitige plasmolytische Wasserbeförderung in der Umgebung der activen Zellen schwer zu unterhalten sind. Diese Ausgleichung ergiebt sich aus der Thatsache, dass beim Uebertragen der Wurzelsysteme aus Wasser in Salpeterlösung das Bluten nur vorübergehend aufgehoben und deprimirt wird (§ 44). Aus solchem Verhalten erklärt sich, dass Wieler[3]) an inactiven Pflanzen keinen Saftausfluss erzielte, als er das Glasrohr, welches auf dem decapitirten Stammstumpf befestigt war, mit 0,1—1 proc. Lösung von Kalisalpeter u. s. w. füllte.

---

1) Siehe Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 265.

2) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 444 fand, dass das specifische Gewicht des Blutungssaftes des Weinstockes bis auf 0,0001 herabgeht. Eine solche Salpeterlösung würde ungefähr 0,016 Proc. enthalten. Näheres über die Zusammensetzung dieses Blutungssaftes bei Ravizza, Bot. Jahresb. 1888, p. 68.

3) Wieler, l. c., p. 163.

In diesen Erwägungen und Erfahrungen darf man wohl annehmen, dass der Blutungsdruck auch bei substanzreichem Blutungssaft (§ 43) in gleicher Weise, also durch Drucksecretion der activen Zellen zu Stande kommt und dass die Secretion von Zucker u. s. w. in den Saft nicht auf Erzeugung plasmolytischer Blutung, sondern auf andere Ziele, z. B. auf Translocation von Nährstoffen berechnet ist. Natürlich werden die gelösten Stoffe in jedem Falle die Blutungsvorgänge nach Maassgabe ihrer Vertheilung und osmotischen Leistungen beeinflussen und es ist wohl möglich, dass in bestimmten Fällen zur Erzeugung des Blutungsdruckes active und plasmolytische Secretion zusammengreifen.

In welcher Weise die intracellulare Thätigkeit die active Wassersecretion zu Stande bringt, ist noch nicht aufgehellt und theoretisch nicht vorauszusagen, da das gleiche Ziel durch verschiedene Mittel erreichbar ist. Aus meinen diesbezüglichen Auseinandersetzungen[1]), auf welche ich verweisen muss, ist zu ersehen, dass z. B. durch die Unterhaltung einer bestimmten Vertheilung des osmotisch wirksamen Zellinhaltes, aber auch, unter bestimmten Voraussetzungen, durch Druckschwankungen (Pulsationen) eine einseitige Beförderung von Wasser aus den activen Zellen erzielt werden kann. Aus dem häufigen Vorkommen von Druckschwankungen folgt natürlich nicht, dass diese, die allerdings unter bestimmten Bedingungen wie ein Pumpwerk wirken könnten, real den Blutungsdruck erzeugen, der keineswegs z. B. mit der Existenz pulsirender Vacuolen verknüpft ist und gar nicht entstehen würde, wenn (wie in den Reizbewegungen der Staubfäden von Cynareen und des Blattgelenks von Mimosa pudica) das reichich ausgestossene Wasser auf demselben Wege in die Zelle zurückgeführt wird.

Uebrigens werden bei künstlicher Erweckung des Blutens die maassgebenden Zellen erst durch die äusseren Anstösse (Reize) zu der secretorischen Thätigkeit veranlasst. Dasselbe geschieht in sehr auffälliger Weise bei Dionaea muscipula, bei welcher die Drüsenhaare nach gewisser chemischer Reizung reichlich Wasser (mit Pepsin und etwas Säure) ausscheiden und nach Entfernung der wirkenden Ursache in den inactiven Zustand zurückkehren (§ 65). Auch Drosera und einige andere fleischverdauende Pflanzen bieten Beispiele dafür, dass durch bestimmte Reize die Secretion von Flüssigkeit hervorgerufen oder gesteigert wird. Auch in diesen Fällen ist die Mechanik der Wasserausscheidung nicht präcisirt, doch wird es sich sicher bei Dionaea, Drosera u. s. w. um eine active Wassersecretion handeln.

Alle Secretion entspringt, das sei nochmals hervorgehoben, direct oder indirect aus lebendiger Thätigkeit, denn dieser verdanken auch die extracellular wirkenden Körper ihren Ursprung, die in Bezug auf die plasmolytische Wassersecretion als Mittel zum Zweck benutzt werden. So lange die geschaffenen Bedingungen fortbestehen, hält natürlich die durch sie erzielte Function an und wenn speciell eine active Secretion, analog wie manche Bewegungsvorgänge, bei Mangel von Sauerstoff oder durch Chloroform zum Stillstand kommt, so folgt daraus, dass unter solchen Umständen der Complex der maassgebenden Factoren nicht in zureichender Weise aufrecht erhalten wird.

---

1) Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 265 u. Osmotische Unters. 1877, p. 223. Ferner Wieler, l. c., p. 151.

Eine intracellulare Thätigkeit aber kann, selbst wenn sie anhält, nach einer einigermaassen ansehnlichen Senkung des Turgors nicht zu einem wahrnehmbaren Erfolge führen, da eine merkliche Wasserausscheidung ausgeschlossen ist, sobald die Zelle mit noch grösserer Energie Wasser aus der Umgebung einsaugt. Demgemäss beweist die Fortdauer der Wassersecretion in Nectarien, dass es sich nicht um eine active, sondern um eine plasmolytische Wassersecretion handelt, in welcher mit Nothwendigkeit die innerhalb und ausserhalb der Zelle befindlichen Stoffe nach Maassgabe ihrer osmotischen Energie den vorhandenen Wasservorrath unter sich vertheilen. Mit der Erhaltung der Nectarflüssigkeit in gewelkten Pflanzen wird also zugleich bewiesen, dass die nöthige Wasserausscheidung ohne die Mithilfe von Drucksecretion erzielt wird.

Als eine osmotische Leistung wurde das Bluten zuerst von Dutrochet[1]) angesprochen, doch ist die von diesem versuchte Erklärung verfehlt, während Hofmeister[2]) die Sache insoweit richtig auffasste, als er das Einpressen von Wasser in das Innere der Pflanze als nächste Ursache erklärte. Hinsichtlich der causalen Zurückführung des Blutungsdruckes auf die Thätigkeit der einzelnen Zellen mussten die von Hofmeister und die in ähnlicher Weise von anderen Forschern versuchten Deutungen ungenügend ausfallen, da eine richtige Einsicht in die osmotischen Verhältnisse fehlte und irriger Weise in der Zellhaut der für den osmotischen Druck und für die einseitige Wasserbeförderung maassgebende Theil der Zelle gesucht wurde. Desshalb konnten auch die Apparate, die Hofmeister und nach gleichem Princip Andere[3]) zur Veranschaulichung des Blutens zusammenstellten, den in der Pflanze obwaltenden Bedingungen nicht genügend entsprechen und in allen Fällen wurde die verschiedene Bedeutung der von einer Exosmose unabhängigen intracellularen Thätigkeit und die Wirkung der extracellular vorhandenen Körper nicht erkannt und auseinander gehalten. Weiteres wolle man in meinen »Osmotischen Untersuchungen 1877, p. 223« nachlesen, in denen ich die maassgebenden principiellen Gesichtspunkte in einer unserer Darstellung conformen Weise entwickelte[4]). Zu beachten ist nur, dass, wie ich erst später zeigte, die verschiedene Qualität der Plasmahaut, so lange Exosmose ausgeschlossen ist, keinen Einfluss auf die osmotische Druckhöhe hat und somit auch nicht mit einer solchen Differenz eine einseitige active Wasserbeförderung aus einer Zelle erzielt werden kann[5]).

Bei semipermeabler Haut wird natürlich ebenso wenig durch einen hohen wie durch einen geringen osmotischen Druck eine einseitige Wasserbeförderung bewirkt, und es ist ein doppelter physikalischer Irrthum, wenn versucht wird, die einseitige Wasserauspressung einfach dadurch zu erklären, dass mit steigendem Turgor (ohne Exosmose) Wasser nach der Seite des geringsten Filtrationswiderstandes hervorgetrieben werde[6]). Denn nach Erreichung des vollen Turgordruckes herrscht allseitig Gleichgewicht zwischen Einstrom und Ausstrom und zuvor muss überall, wo Austausch möglich ist, die Wasseraufnahme überwiegen.

1) Dutrochet, Mémoires d. végétaux et d. animaux. Brüssel 1837, p. 202.
2) Hofmeister, Flora 1858, p. 8; 1862, p. 142.
3) Hoffmann, Annal. d. Phys. u. Chem. Bd. 117, p. 264; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 207; Detmer, Beiträge z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 21.
4) Vgl. die Zusammenfassung bei Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 265.
5) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 302. (Vgl. § 24.)
6) Siehe Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 857.

Ich habe übrigens wiederholt betont, dass bei Ausschluss von Exosmose der Filtrationswiderstand der abschliessenden Haut keinen Einfluss auf die Druckhöhe hat (vgl. § 24), also auch nicht die Ursache einer einseitigen Wasserbewegung sein kann, und das gilt naturgemäss erst recht für die Zellhaut, durch welche die osmotischen Leistungen des Zellinhaltes gar nicht bestimmt werden. Wenn freilich durch irgend welche Energiepotentiale eine Wasserbewegung verursacht wird, dann kommt selbstverständlich die Durchlässigkeit der Zellhaut in allen Fällen für den Erfolg mit in Betracht und durch geeignete Differenzen in den Eigenschaften der umhüllenden Zellwandflächen könnte wohl erzielt werden, dass eine anderweitig erzeugte Wasserbeförderung zu einer einseitig bevorzugten Wasserausscheidung führt. Dann ist aber doch immer die Zellwand nur der passive, im Dienste einer activen Thätigkeit ausgenutzte Theil. In diesen und anderen Erwägungen ergiebt sich auch ganz von selbst, dass nicht schlechthin durch eine bestimmte Vertheilung von Tüpfeln und Durchlassstellen in den Wandungen der activen Zellen und der trachealen Elemente u. s. w. die Bedingungen für Bluten zu schaffen und zu unterhalten sind. Zudem wird durch den zeitweisen Eintritt von Blutungsunfähigkeit angezeigt, dass eine bestimmte anatomische Anordnung naturgemäss eine Vorbedingung für das Zustandekommen des Blutens, nicht aber die Ursache dieses ist. Ohnehin kann, wie früher betont (§ 35), das Wasser in den befördernden Elementen ebenso gut in entgegengesetzter Richtung geleitet werden. Auf die irrigen Vorstellungen einiger Autoren, Schwankungen der Temperatur oder der Gewebespannung seien die Ursache des Blutens, ist schon in § 44 hingewiesen worden.

§ 47. Wasserausscheidung aus unverletzten Pflanzen.

Zu einer Ausscheidung von wässeriger Flüssigkeit sind auch unverletzte Pflanzen und Pflanzentheile vielfach befähigt und, wie schon § 41 hervorgehoben wurde, handelt es sich, ebenso wie beim Bluten, um eine secretorische Thätigkeit lebendiger Zellen, durch die an bestimmten Stellen der intacten Pflanze Wasser hervorgetrieben wird. Bei oberflächlicher Lage der ausscheidenden Zellen, bei Haaren, Pilzfäden, Nectarien und anderen Zellgruppen, tritt uns die secretorische Leistung unvermittelt entgegen, während uns von der secretorischen Leistung interner Zellen nur durch das Hervortreiben von Flüssigkeit aus irgend welchen auffälligen oder nicht auffälligen Ausführungsgängen oder Zellgruppen Kenntniss wird. In diesem Falle liegen also in causal-mechanischer Hinsicht ganz analoge Verhältnisse vor, wie beim Bluten aus Wunden und theilweise wird sogar das Hervortreiben von Wasser aus Wasserporen u. s. w. durch den Blutungsdruck erzielt. Unter diesen Umständen functioniren also die zuführenden Intercellularen und Bahnen, sowie die offenen oder die durch Gewebe geschlossenen Austrittsstellen nur als passive Filtrationswege, doch ist das ebenso der Fall, wenn besondere Zellen den hervortreibenden Binnendruck erzeugen. In einem wie im anderen Falle, und ebenso beim Bluten, können die secernirenden Zellen nahe oder fern von der Austrittsstelle der Flüssigkeit liegen und hierdurch, sowie durch die besondere Gestaltung der Bahnen und der Hindernisse werden allerdings formale Differenzen hergestellt. Indess liegt in allen Fällen dasselbe Princip, die secretorische Thätigkeit lebender Zellen zu Grunde und wenn diese in Grüb-

chen eingesenkt sind, ist ein Schritt gethan, der in weiterer Ausbildung zur Herstellung einer Wasserdrüse mit besonderem Ausführungsgang führt, einer Drüse in welcher zunächst noch die thätigen Zellen die Auskleidung des Binnenraumes bilden.

In solchen Erwägungen ist es auch klar, dass überhaupt eine scharfe Grenze zwischen dem Wasseraustritt aus verletzten und unverletzten Organen nicht zu ziehen ist. Denn in dem einen, wie in dem anderen Falle handelt es sich um die Schaffung von Stellen, aus denen der anschwellende Blutungsdruck in bevorzugter Weise Wasser hervortreibt, und solche Filtrationsstellen werden unter Umständen auch im normalen Entwickelungsgang durch ein Abstossen oder Zerreissen, also in analoger Weise wie bei einer Verwundung erzeugt. Denn bei dem Thränen der Knospen der Hainbuche und anderer Bäume wird Wasser durch den Blutungsdruck aus den Narben der Tragblätter[1]) hervorgetrieben. Ferner sollen an manchen Blättern die normalen Austrittsstellen durch Zerreissung entstehen und ein Zerreissen führt öfters eine Erweiterung der Wasserspalten herbei (§ 48).

In § 46 ist demgemäss Hand in Hand mit dem Bluten überhaupt das Zustandekommen der Wassersecretion aus Ausführungsgängen u. s. w. behandelt und dargethan, dass die in allen Fällen nöthige secretorische Thätigkeit der maassgebenden Zellen in verschiedener Weise erreichbar ist und erreicht wird. Die Ausscheidung aus Wasserspalten, die namentlich an Blättern gefunden werden, wird theilweise direct durch den Blutungsdruck bewirkt und wo dieses nicht der Fall ist, scheint dieser Secretion der Regel nach eine active intracellulare Drucksecretion benachbarter Zellen zu Grunde zu liegen. Dagegen arbeiten die typischen Nectarien, wie schon dargethan wurde, mit plasmolytischer Secretion und auch bei solcher ist natürlich, wie es bei manchen Nectarien zutrifft, eine eingesenkte Lage und damit ein Hervortreiben aus Ausführungsgängen vereinbar. Die secretorische Thätigkeit der distinct ausgebildeten Wasserporen und Nectarien, in denen zwei verschiedene Typen der Zellmechanik zur Anwendung kommen, soll in § 48 und 49, jedoch nur in ganz genereller Weise beleuchtet werden. Auf Einzelheiten und auf alle möglichen Vorkommnisse der Wassersecretion haben wir nicht einzugehen und aus dem folgenden Hinweis auf einige Fälle ist zu ersehen, dass die zu Grunde liegende Zellmechanik vielfach noch nicht näher studirt wurde.

Es ist aber keineswegs immer leicht zu sagen, ob active oder plasmolytische Secretion vorliegt, die zudem in verschiedenem Grade zusammengreifen können. Ein solches Zusammenwirken ist auch für Nectarien nicht ausgeschlossen, in denen die plasmolytische Secretion nachweislich ausreicht und in den Vordergrund tritt. Umgekehrt kann aber trotz der reichlichen Gegenwart gelöster Stoffe, wie für die Blutung gewisser Pflanzen gezeigt wurde, active Secretion dem sichtbaren Erfolge zu Grunde liegen, obgleich unter allen Umständen die extracellular gelösten Stoffe nach Maassgabe ihrer osmotischen Energie eingreifen müssen. Aber selbst bei grosser Verdünnung ist die osmotische Energie keine

1) Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 841. An dieser Stelle ist die bezügliche Lit. (Th. Hartig, Anatom. u. Physiol. der Holzpflanzen 1878, p. 247 u. s. w.) citirt.

verschwindende Druckgrösse (vgl. § 46), wenn dieselbe auch zu gering ist, um z. B. den ansehnlichen Blutungsdruck bei Vitis zu erzeugen. Wenn indess ein solcher Maassstab fehlt oder wenn real, wie oft, das Wasser mit nur geringer Energie hervorgetrieben wird, dann können nur besondere Untersuchungen entscheiden, ob der extracellulare Salzgehalt, selbst falls dieser gering ist, oder ob eine intracellulare Thätigkeit den Wasseraustritt bewirkt. Es sei nochmals nachdrücklich hervorgehoben, dass der osmotische Druck, genau so wie ein äquivalenter mechanischer Druck, die Filtration durch Wandungen und Gewebe erzielt, dass demgemäss dem Wasseraustritt schlechterdings nicht anzusehen ist, ob er durch osmotische Energie oder durch mechanische Pressung betrieben wurde.

Allerdings darf man mit grösster Wahrscheinlichkeit auf eine active Zellensecretion schliessen, wenn, wie es für das Bluten und für die Secretion zutrifft, die Wasserausscheidung schon bei geringer Senkung des Turgors aufhört, obgleich die Befähigung zum Hervorpressen von Wasser im hohen Grade vorhanden ist. Dieser Schluss ist aber nicht ohne weiteres zulässig, sobald Wasser nur mit geringer Energie oder nur langsam durch schwer permeable Wandungen hervorgetrieben wird. Denn dann kann schon eine mässige Transspiration ein Abtrocknen bewirken, wie es sogar bei mässiger extracellularer Häufung von Salzen vorkommt, die vor dem Austrocknen in concentrirter Lösung eine gewaltige osmotische Energie bewirken. Ein solches Abtrocknen ist also sehr wohl trotz plasmolytischer Wassersecretion möglich und da mässige Salzmengen in die Wandungen imbibirt werden, so wird deren Existenz nicht durch ein Auswittern verrathen. Da aber wo die secernirenden Zellen innerlich liegen, wird es trotz der Fortdauer von activer oder plasmolytischer Secretion zu einer Wasserausscheidung nach Aussen dann nicht kommen, wenn gleichzeitig inactive Gewebe das aus den activen Zellen hervortretende Wasser beschlagnahmen.

In kritischer Beachtung aller dieser Umstände ist, um ein Beispiel zu wählen, nicht ohne weiteres zu sagen, ob die Wassertröpfchen, die im dampfgesättigten Raume reichlich an dem Fruchtträger des einzelligen Pilobolus erscheinen (Fig. 37), activ oder plasmolytisch hervorgetrieben werden. Thatsächlich schiessen ziemlich reichlich Kryställchen an, wenn man ein solches Tröpfchen auf dem Deckglas verdampfen lässt. Die Möglichkeit einer plasmolytischen Secretion ist also zuzugeben und es ist in diesem, wie in jedem Falle wohl zu beachten, dass bei voller Turgescenz jede extracellulare osmotische Wirkung Wasser hervorbefördern muss.



Fig. 37. Pilobolus crystallinus. Vergr. 10/1.

Eine active Secretion wird man u. a. mit Wahrscheinlichkeit für diejenigen Zellen annehmen dürfen, aus denen Wasser in die Kanne von Nepenthes befördert wird, obgleich diese Secretion nicht an maximale Turgescenz gekettet ist. Andererseits dürfte der geringe Substanzgehalt der Kannenflüssigkeit ausreichen, um das Wasser auf grössere Höhe zu heben, als es real in der Kanne geschieht, die sich auch im dampfgesättigten Raume nur bis zu einer gewissen Höhe mit Wasser füllt[1]). Ist diese Voraussetzung richtig,

1) Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 25, 34 (Zusammensetzung

dann muss für die Einhaltung dieses Grenzwerthes entweder durch die Filtrationsfähigkeit der Wandung oder durch eine die Secretion regulirende, also vom Druck abhängige Reizwirkung gesorgt werden. Die Secretion von Dionaea und anderen Carnivoren lehrt wenigstens eine Abhängigkeit der Wassersecretion von bestimmten Reizwirkungen kennen und ebenso wurde bereits (§ 46) mitgetheilt, dass auch ein Erwecken der Blutungsthätigkeit durch bestimmte äussere Reize bekannt ist.

Eine Wassersecretion aus Haaren kommt, ausser bei verschiedenen Carnivoren, noch vielfach vor. So secerniren die Haare der Blätter und Stengel von Cicer arietinum, Circaea lutetiana, Epilobium hirsutum u. s. w.[1]) eine saure Flüssigkeit und Wassertröpfchen scheinen in dampfgesättigter Luft allgemein an Wurzelhaaren, Rhizoiden von Marchantia u. s. w. ausgeschieden zu werden[2]). Da auch diese Tröpfchen stets gelöste Stoffe enthalten (§ 28), so lässt sich nicht sagen, ob, wie ich glauben möchte, eine intracellulare Drucksecretion vorliegt. Dagegen wird in den Zucker secernirenden Drüsenhaaren wohl allgemein dieselbe Secretionsmechanik obwalten oder mitwirken, wie in den Nectarien. In derselben Weise wie bei Pilobolus ist die Wasserausscheidung zu beurtheilen, die sich bei anderen Mucorineen, ferner bei Penicillium und anderen Fadenpilzen findet[3]). Aber auch manche zusammengesetzte Pilzkörper, so Merulius lacrymans, verschiedene Arten von Polyporus, Nyctalis u. s. w., die wachsenden Spitzen von Hypoxylon carpophilum, einige Sclerotien von Arten des Genus Coprinus und Peziza scheiden theilweise sogar reichlich Flüssigkeit aus, die wenigstens bei gewissen Arten substanzarm zu sein scheint. Dagegen ist die zuckerreiche Secretion der Conidienform von Claviceps purpurea in causaler Hinsicht wahrscheinlich den Nectarien anzuschliessen.

Vermuthlich ist die Wassersecretion ebenso an subterranen Organen verbreitet. Ohne Frage vermögen auch die im Boden befindlichen Wurzelhaare zu secerniren und nach Darwin[4]) scheiden die Schuppenblätter von Lathraea squamaria reichlich Wasser aus. Ausserdem ist darauf hingewiesen, dass bei Blutungsdruck an manchen der sonst aufnehmenden Wurzeltheile ein Hervorpressen von Wasser vorkommt und dass auch bei submersen Pflanzen hier und da eine Wassercirculation vorkommen dürfte (§ 46). Eine solche muss stets auch dann angestrebt werden, wenn z. B. dafür gesorgt wird, dass zwei

---

der Flüssigkeit. Füllung d. Kannen an abgeschnittenen Sprossen). — Vgl. ferner, auch über d. Wasserausscheidung bei Cephalotus u. Sarracenia, Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, Th. II, p. 170; 1891, p. 110.

1) Stahl, Pflanzen u. Schnecken 1888, p. 42; de Candolle, Pflanzenphysiolog. übersetzt von Röper 1833, Bd. I, p. 190. — Ueber Secretion der Haare von Fuchsia globosa siehe Gardiner, Proceedings of the Cambridge Philosoph. Society 1884, Bd. V, p. 39.

2) Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1887, Bd. 96, Abth. I, p. 103; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 321.

3) Ueber Pilze siehe Zopf, Die Pilze 1890, p. 186; Brefeld, Untersuchung über Schimmelpilze 1881, Heft 4, p. 68; Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 472; Wieler, Cohn's Beiträge z. Biologie 1893, Bd. 6, p. 16.

4) Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 71. (Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 510).

benachbarte Wurzeln dauernd von Lösungen verschiedener osmotischer Leistung umspült werden.

Die Wasserausscheidung ist, analog wie andere Functionen, verschiedenen Zwecken dienstbar. Mehrfach dient sie dazu, einen secernirten Körper zur Bedeutung und zur Wirkung zu bringen. Das trifft bei den Nectarien zu, sowie bei den fleischverdauenden Pflanzen und allgemein da, wo das ausgeschiedene Wasser die Wirkung secernirter Enzyme und die Aufnahme der Lösungsproducte ermöglicht. In diesem Sinne mag ausserdem hier und da die Wasserausscheidung die Wirkung von Rhizoiden, Wurzelhaaren u. s. w. auf todte oder lebende Substrate, somit auch das Eindringen von Pilzen in lebende Organismen unterstützen oder ermöglichen. Auch schafft die Wassersecretion auf den Narben die Keimbedingungen für den Blüthenstaub und hält in dem Eimund die Stoffe in Lösung, durch welche der Pollenschlauch an den Ort seines Wirkens geführt wird. In gewissen Pflanzen, wie bei Corsinia marchantioides[1]) scheint die Wassersecretion, in anderen Fällen scheinen dagegen Thautropfen, das Medium für die Ueberführung der Samenfäden zu schaffen. Gelegentlich mag eine Wasserausscheidung auch schon durch einfaches Erweichen des Bodens das Vordringen von Wurzeln, Rhizomen u. s. w. erleichtern. Manche andere Wasserausscheidungen, wie die, welche bei gewissen Reizbewegungen oder bei der Contraction des Protoplasten zum Zwecke der Sporenbildungen u. s. w. eintreten, sind als unvermeidliche Begleiterscheinungen hier nicht weiter zu beachten.

Die Secretionsthätigkeit der Wasserspalten u. s. w. ist aber augenscheinlich auf die Beseitigung von überschüssigem Wasser, beziehentlich auf eine Vermeidung einer zu weit gehenden Injection der Intercellularen mit Wasser bei Anschwellen des Blutungsdruckes berechnet[2]). Bei längerer Andauer des Blutungsdruckes wird freilich, wie Moll (l. c. p. 73) fand, auch bei Gegenwart functionstüchtiger Wasserspalten eine partielle Injection des Durchlüftungssystemes nicht vermieden, doch wird dieses unter den in der Natur gebotenen Bedingungen im allgemeinen dauernd für den Gasverkehr freigehalten oder doch nur auf kurze Zeit injicirt. Uebrigens ist auf die zu dieser Freihaltung dienenden Mittel früher (§ 29) hingewiesen und ebenso wurde schon betont (§ 43, 46), dass auch durch die mit dem Drucke zunehmende Wasserfiltration aus der normaler Weise Wasser aufnehmenden Wurzel ein Mittel geboten ist, um ohne die Construction besonderer Ausführungsgänge dem zu weit gehenden Anschwellen des Blutungsdruckes vorzubeugen.

Bei der zumeist nur mässigen Secretion der Wasserspalten u. s. w. (§ 48) dürften diese wohl nicht dazu dienen, bei reducirter Transspiration einen Wasserstrom durch die Pflanze zu unterhalten[3]), denn selbst in feuchtem Klima ist die durch die Transspiration erzielte Wasserbewegung ansehnlich genug, um einen genügenden Transport von Nährsalzen u. s. w. zu vermitteln (vgl. § 38). Die oft gar nicht zur Function kommende Secretion aus Wasserspalten u. s. w.

---

1) Leitgeb, Flora 1885, p. 330.

2) Moll, Unters. über Tropfenausscheidung u. Injection 1880, p. 81, 101; Gardiner. Proceedings of the Cambridge Philos. Soc. 1884, Bd. 5, p. 42; Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 111.

3) Vgl. Haberlandt, l. c., p. 111 (Burgerstein, Bericht d. Bot. Ges. 1897, p. 153); vgl. § 38.

scheint von vornherein ungeeignet, um etwa Excrete aus der Pflanze zu beseitigen, und schon die Einschränkung des Vorkommens von Kalkschuppen auf gewisse Pflanzen (§ 23) sagt aus, dass es zur Bildung solcher Schüppchen specifischer Thätigkeiten bedarf.

Da die secernirenden Partieen für Wasser relativ durchlässig sein müssen, so sind sie auch für die Aufnahme von Wasser besser befähigt, als eine undurchlässige Oberhaut. Es ist somit, Benetzung vorausgesetzt, ganz natürlich, dass die secernirenden Stellen in bevorzugter Weise Wasser von Aussen aufzunehmen vermögen, wenn in der Pflanze Wassermangel herrscht [1]).

Eine Condensation von Wasser durch Thaubildung darf natürlich nicht mit einer Secretion aus der Pflanze verwechselt werden und als eine Quelle von Täuschungen muss hier ein Ansammeln und Abtropfen von Wasser erwähnt werden, das rein physikalisch zu Stande kommt. Bei geeigneter Beschaffenheit der Aussenfläche steigt nämlich, wie Arendt [2]) näher verfolgte, Wasser durch Capillarwirkung an Stengeln und Blattstielen in die Höhe, verbreitet sich dann längs der Blattnerven und bewirkt an hängenden Blättern ein Abfallen von Wassertropfen an der Blattspitze. Ein solches kommt z. B. an Leonurus cardiaca, Ballota nigra, Urtica dioica noch zu Stande, wenn das Wasser einige Centimeter in die Höhe steigen muss, und man kann den Weg des Wassers leicht verfolgen, wenn man eine mit Anilinblau oder Indigocarmin gefärbte Flüssigkeit anwendet. Es handelt sich hierbei um Eigenschaften, die auch bei der Ableitung des Wassers von den Blättern u. s. w. in Frage kommen (vgl. § 27).

§ 48. Secretion aus Wasserporen.

Im Anschluss an § 47 soll hier kurz der Wassersecretion aus bestimmten Ausführungsgängen (Wasserporen, Emissarien) gedacht werden, die bei voller Turgescenz und bei Aufenthalt im dampfgesättigten Raume an vielen höheren Pflanzen, besonders an den Blättern beobachtet wird. Man sieht dann, der Lage der Wasserporen entsprechend, die Wassertropfen sehr gewöhnlich an den Blattzähnen (Fig. 38) (Impatiens, Fuchsia, Tropaeolum, Vitis, Salix etc.), jedoch zuweilen auch an anderen Stellen, z. B. an oder in der Nähe der Blattspitze (Gramineen, Aroideen) hervortreten und zwar zuweilen so reichlich, dass es zu einem Abtropfen kommt. Der Regel nach sind hierbei diese Ausführungsgänge nicht activ thätig, sondern functioniren nur als Filtrationsstellen, also in dem schon (§ 47)



Fig. 38. Blatt von Impatiens Sultani.

1) Vgl. § 27. — Es handelt sich hier also nicht um eine specifische Eigenheit, wie Haberlandt annimmt (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1894, Bd. 103, Abth. I, p. 494). Ebenso sind die normal aufnehmenden Wurzeln auch zur Ausscheidung von Wasser befähigt.

2) Arendt, Flora 1843, p. 152; Stahl, Regenfall u. Blattgestalt 1893, p. 112.

besprochenen Sinne gleichsam als Ventile, durch welche der genügend hoch gesteigerte Blutungsdruck Wasser hervortreibt. Demgemäss wird diese Wassersecretion durch ein stärkeres Einpressen von Wasser in abgeschnittenen Pflanzen erheblich gesteigert, während sie im Freien am Tage gewöhnlich unterbleibt, dagegen in den Nächten vielfach sehr schön, jedoch nur dann eintritt, wenn in der Nacht ein ausreichender Blutungsdruck hergestellt wird[1]).

Nach den Auseinandersetzungen in § 47 und 41 darf man erwarten, dass es auch typische Wasserspalten giebt, bei denen die secernirende Thätigkeit der den Binnenraum begrenzenden Zellen entweder allein den Wasseraustritt bewirkt oder doch die Filtrationswirkung des Blutungsdruckes unterstützt. In der That besitzen eine solche active Secretion nach Haberlandt (l. c. 1895, p. 62) einige mehr oberflächlich situirte Wasserdrüsen (Conocephalus, Ficus), die eine sehr substanzarme Flüssigkeit liefern, also wohl durch intracellulare Activität secerniren. Andererseits giebt es auch eingesenkte Nectarien, bei welchen die Flüssigkeit in Folge plasmolytischer Thätigkeit hervorgetrieben wird.

Die Secretion der typischen Wassersporen wird als eine durch den Blutungsdruck betriebene Druckfiltration dadurch gekennzeichnet, dass, wie Moll zeigte, an den auf das beste mit Wasser versorgten abgeschnittenen Sprossen eine Ausscheidung unterbleibt, durch Einpressen von Wasser aber wieder hervorgerufen wird. In Uebereinstimmung hiermit fand Haberlandt (l. c. 1894, p. 513, 1895, p. 63, 81, 107), eine Fortdauer der Secretion nach Vergiften der inneren Epithemgewebe, während damit die Ausscheidung der vom Blutungsdruck unabhängigen Wasserdrüsen von Conocephalus aufhörte.

Das Sistiren der Secretion an abgeschnittenen Sprossen ist ein vollgiltiger Beweis für die obige Schlussfolgerung. Kommt aber an den abgeschnittenen Sprossen, wie es bei Blutungsthätigkeit in denselben und bei genügender Erschwerung des Wasseraustritts aus der Schnittfläche möglich ist, ein positiver Blutungsdruck zu Stande, so ist damit auch eine mehr oder minder kräftige Secretion aus den Wasserporen ermöglicht. Aus der Realisirung der Secretion an einzelnen abgetrennten Sprossen folgt also nicht schlechthin eine Unabhängigkeit der Wasserausscheidung vom Blutungsdrucke, und die auf diesem Boden stehenden Schlüsse Gardiner's (l. c. p. 44, 45) in Bezug auf die active Secretion des Epithemas einiger Wasserporen sind demgemäss nicht gerechtfertigt[2]).

Wir haben hier nicht auf die Gestaltung und den anatomischen Bau dieser

---

1) An die entscheidenden Untersuchungen von Moll (Untersuch. über Tropfenausscheidung u. Injection von Blättern 1880 (Separat. aus Verslagen en Mededeelingen d. Koninklijke Akad. Amsterdam; vorläuf. Mittheilg. Bot. Zeitg. 1880, p. 49) schliessen sich die Studien von Volkens (Jahrb. d. Botan. Gartens in Berlin 1883, Bd. II, p. 166) und Gardiner (Proceedings of the Cambridge Philosoph. Society 1884, Bd. 5, p. 35) an. Die von diesen u. anderen Forschern als blutend befundenen Pflanzen sind v. Wieler (Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 16) zusammengestellt. Weitere Untersuch. lieferte dann in jüngerer Zeit Haberlandt (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1894, Bd. 103, Abth. I, p. 489 u. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 55). — Die Erzeugung der Secretion durch Wassereinpressung wurde schon constatirt v. de Bary, Bot. Ztg. 1869, p. 884. Anmerk., u. Prantl, Flora 1872, p. 381. (Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 511.

2) Vgl. auch C. Kraus, Studien a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1882, Bd. 5, p. 435.

Ausführungsgänge einzugehen[1]). Zumeist handelt es sich um sog. Wasserporen, um ihrer normalen Function entfremdete Spaltöffnungen, unter denen sich ein der Athemhöhle entsprechender Raum befindet (Fig. 39). In diesen wird zunächst das filtrirende Wasser getrieben und ein unterhalb endigendes Gefässbündel erleichtert offenbar die Zuführung des Wassers. Das den Binnenraum umgebende Gewebe ist theilweise als ein sog. Epithema entwickelt und (ob immer?) mit sehr kleinen oder auch etwas grösseren Intercellularen versehen. Erleichtern diese die Filtration, so sind sie für diese nicht unbedingt nothwendig[2]), doch waren sie offenbar bei denjenigen Pflanzen vorhanden, die bei Druckversuchen mit dem Wasser den darin gelösten Farbstoff von Phytolacca decandra passiren liessen (Moll). Bei den Aroideen ist der substomatare Raum zu einem langen Intercellularkanal entwickelt, der längs des marginalen Blattbündels verläuft und also für das Einpressen von Wasser eine grosse Fläche darbietet. Da auch an den Spitzen der jungen Blätter von Gramineen nach Haberlandt (l. c. 1895, p. 89) Stomata als Wasserporen functioniren, so muss dahingestellt bleiben, ob an älteren Blättern vielleicht doch, wie bisher angenommen wurde, Rissstellen die gleiche Rolle übernehmen. Natürlich kann mit Injection des normalen Luftsystems auch aus den gewöhnlichen Spalten Wasser hervorgetrieben werden (Moll).

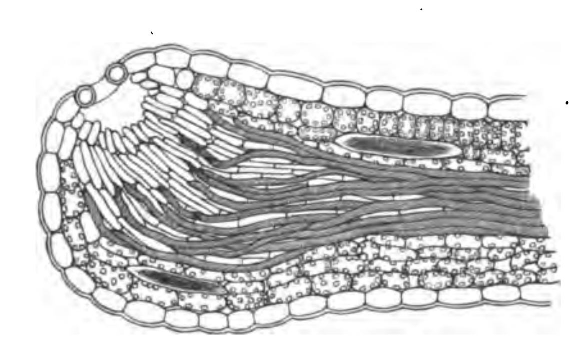


Fig. 39. Fuchsia hybrida hort. Vergr. 100/1.

Die Secretion aus Wasserporen wird bei der Abhängigkeit von der Blutungsthätigkeit im allgemeinen in gleichem Sinne wie das Bluten mit dem Entwickelungsgang und äusseren Einflüssen variiren. Abgesehen von der Abhängigkeit vom Wassergehalt sind kritische Untersuchungen über äussere Einflüsse noch nicht angestellt[3]). Eine Verminderung der Wasserausscheidung bei Aroideen durch

1) Näheres in obigen Arbeiten. Vgl. auch de Bary, Anatom. 1877, p. 54 u. 391; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 415; Nestler, Unters. über die sog. Wasserspalten 1894. (Separat aus Nov. acta d. Leopoldina.) [Nestler, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1896, Bd. 105, Abth. I, p. 521.]

2) Wenn Haberlandt (l. c. 1895, p. 107) in der Höhe des in den Zellen herrschenden osmotischen Druckes ein Hinderniss für die Filtration sieht, so liegt dem ein physikalischer Irrthum zu Grunde. Uebrigens ist jede osmotische Aufnahme und Ausgabe eine Druckfiltration und wo auf diese Weise Wasser von einer zur anderen Seite befördert wird, ist auch durch künstlichen Druck eine Filtration durch die Zellen zu erzielen. Ferner berechtigen die Beobachtungen Haberlandt's nicht zu dem Schlusse (l. c. 1895, p. 110), dass es eines vom Blutungsdruck ausgehenden Reizes bedürfe, um die mit intracellularer Activität arbeitenden Wasserdrüsen zur Thätigkeit zu erwecken, denn mit unzureichendem Wassergehalt hört mit mechanischer Nothwendigkeit jede intracellulare Secretionsthätigkeit auf (vgl. 46, 47).

3) Näheres Volkens, l. c., p. 172; de la Rue, Bot. Ztg. 1866, p. 317; Duchartre, Annal. der scienc. naturell. 1859, IV. sér., Bd. 12, p. 267; Schmidt, Linnaea 1831, Bd. 6, p. 65.

die tägliche Beleuchtung, welche Duchartre (l. c.) und Unger[1]) beobachteten, wurde vielleicht nur durch die gesteigerte Transspiration veranlasst, wenigstens ist das Gegentheil durch die bezüglichen Versuche nicht genügend erwiesen. Auch die Versuche von Gardiner[2]), nach welchen durch Beleuchtung die Guttation vermindert wird, sind nicht einwandsfrei. Einige, zudem nicht widerspruchsfreie Angaben über eine von dem täglichen Beleuchtungswechsel abhängige Schwankung des Wassergehaltes im Becher von Nepenthes[3]) bedürfen ebenso der kritischen Prüfung. Uebrigens war schon früher (§ 47) von einigen Pflanzen die Rede, in denen unzweifelhaft eine äussere Reizung die Secretion veranlasst.

Die Durchlässigkeit der Austrittsstellen ist natürlich stets für das Zustandekommen und die Ausgiebigkeit der Guttation mit entscheidend. Bis zu der empirischen Aufhellung muss es desshalb offen gelassen werden, ob der Filtrationswiderstand oder ob ein Nachlassen der Blutungsthätigkeit es bedingt, dass an älteren Blättern die Secretion aus Wasserporen abzunehmen pflegt. Uebrigens kommt es bei maximalem Blutungsdruck nicht bei allen Pflanzen zu einem auffälligen Abfallen von Tropfen. Die ausgiebigste Guttation ist bei gewissen Aroideen beobachtet, denn in der Minute sah Musset[4]) bei Colocasia esculenta bis zu 85 Tropfen, bei Colocasia antiquorum sah Duchartre[5]) 25—26 Tropfen von der Blattspitze abfallen und von der letztgenannten Pflanze wurden in einer Nacht 22,6 g Flüssigkeit gesammelt. Während die Tropfen sich üblicher Weise langsam ansammeln, beobachtete Musset bei der obengenannten Colocasia ein plötzliches Hervordringen, das ein Fortschleudern bis zu 10 cm bewirkte. Desshalb dürfte aber doch wohl Munting (1672)[6]) übertreiben, wenn er angiebt, er habe aus Aroideenblättern einen feinen Wasserstrahl, wie aus einer Fontäne hervorspringen sehen. Möglich immerhin, dass an bestimmten Objecten etwas ähnliches durch Wassereinpressung erreichbar ist. Jedenfalls kann auf diese Weise die Guttation sehr gesteigert und also allmählich eine recht ansehnliche Menge von Flüssigkeit durch die Pflanze getrieben werden[7]).

Die bis dahin untersuchten Secretionen aus Wasserspalten hatten eine ähnliche Zusammensetzung wie sehr verdünnte Blutungssäfte (§ 43), d. h. sie hinterliessen beim Verdampfen meist nur 0,001—0,05 Proc. fester Substanz[8]). Etwas reicher an gelösten Stoffen ist die Flüssigkeit in den Bechern von Nepenthes, in der Völcker[9]) 0,85—0,92 festen Rückstand fand. Ueber das Secret dieser und anderer fleischverdauenden Pflanzen siehe § 65.

---

1) Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1858, Bd. 28, p. 15.

2) Gardiner, l. c., p. 42.

3) Korthals u. A. cit. bei Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 28; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1891, Th. II, p. 110; 1893, Th. II, p. 168 (Sarracenia).

4) Musset, Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 683.

5) Duchartre, l. c., p. 250. (Cornu, Compt. rend. 1897, Bd. 124, p. 666).

6) Nach einem Referat Flora 1837, p. 717.

7) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 259.

8) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 19; Duchartre, l. c., p. 241 u. die bei Burgerstein (Materialien zu einer Monographie d. Transspiration 1889. II, p. 409) cit. Liter. Ferner Haberlandt, l. c. 1895, p. 62.

9) Nach Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 25.

§ 49. Secretion der Nectarien.

Um ein Nectarium herzustellen, hat die Pflanze an geeigneter Stätte für extracellulare Schaffung und Erhaltung von Zucker etc. zu sorgen, mit dessen Existenz an diesen permeablen Stellen sich als nothwendige Folge die plasmolytische Hervortreibung von Wasser und hierdurch die Erhaltung des Lösungszustandes ergiebt (§ 46, 47). Diesen Erfolg erzielt man auch, wenn man in eine Vertiefung auf der Schnittfläche einer Rübe oder Kartoffel etwas Zucker oder concentrirte Zuckerlösung bringt (Fig. 40, bei *n*), also ein künstliches Nectarium herstellt, das bei Zufuhr von Wasser zur Rübe (oder beim Aufenthalt im dampfgesättigten Raume) sich längere Zeit erhält, also zur Deckung des Transspirationsverlustes fortdauernd Wasser secernirt. Mit diesem müssen natürlich, ebenso wie bei der Plasmolyse andere Stoffe nicht ausgegeben werden und bei Verwendung einer rothen Rübe bleibt demgemäss, so lange keine Zellen absterben, die Zuckerlösung farblos.



Fig. 40.

Beim Zustandekommen durch plasmolytische Wirkung hält die Wassersecretion an, wenn durch Senkung des Turgescenzzustandes Blutung und überhaupt eine Drucksecretion unmöglich gemacht ist (46, 47). Wären die Nectarien auf letztere angewiesen, so würden sie gerade in der Zeit austrocknen, in der sie im Dienste der Pflanze bedeutungsvoll sind. Denn thatsächlich befinden sich die Pflanzen während ihrer Vegetationszeit zumeist nicht in einem zur Blutung geeigneten Turgescenzzustand, während doch, wie es in ökologischer Hinsicht nothwendig ist, in den Nectarien die Zuckerlösung, selbst bei lebhafter Transspiration erhalten bleibt. Ja man kann sich leicht überzeugen, dass nach ansehnlichem Welken noch flüssiger Honigsaft vorhanden ist[1]) und sogar bei den wenig activen Blattnectarien von Prunus laurocerasus fand Wilson bei Aufenthalt in feuchter Luft merkliche Wassersecretion, als die beblätterten Zweige mehr als $^1/_4$ ihres normalen Wassergehaltes verloren hatten[2]).

Mit lebhafter Transspiration und mit zunehmender Wasserarmuth der Pflanze wird naturgemäss, wie schon § 47 behandelt wurde, die extracellulare Lösung concentrirter und endlich zum Abtrocknen gebracht. Letzteres ist unschwer bei manchen extrafloralen Nectarien zu beobachten und es ist wohl bekannt, dass der Honigsaft in trockener Zeit dickflüssiger wird, ja zuweilen Zucker auskrystallisiren lässt. In der Nectarflüssigkeit, die unter guten Vegetationsbedingungen gewöhnlich zwischen 70—90 Proc. Wasser enthält, kann also in trockener Zeit der Zuckergehalt 100 Proc. übersteigen, während er bei voller Turgescenz und bei Hemmung der Transspiration sicherlich sogar unter 1 Proc. sinkt[3]). Unter den letztgenannten Bedingungen nimmt natürlich die Flüssigkeit in den Nectarien erheblich zu, so dass nicht selten Ausfliessen oder Abtropfen eintritt.

1) Unger, Flora 1844, p. 707 Anmerk. (für Blattstielnectarien von Acacia).
2) Wilson, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 8.
3) Angaben z. B. bei Bonnier, l. c., p. 85, u. in anderen unten cit. Arbeiten.

Jedenfalls ist die plasmolytische Wirkung zur Erzielung einer genügenden Wassersecretion in die Nectarien völlig ausreichend. Und da eine Bethätigung der Drucksecretion unter den normalen Vegetationsbedingungen sehr gewöhnlich nicht möglich ist, so darf man in diesem Falle die gleichzeitige Befähigung zu einer solchen secretorischen Thätigkeit bezweifeln, da dadurch in Zeiten der Wasserfülle nur eine Beschleunigung des Abtropfens, also ein ganz unnützer Zuckerverlust herbeigeführt werden würde.

Der Mangel einer intracellularen Drucksecretion ist aber thatsächlich für diejenigen Fälle erwiesen, in welchen es gelang, durch einmaliges oder wiederholtes Auswaschen den Zucker und damit die Wassersecretion zu beseitigen. Mit Erreichung dieses Zieles hatten die Nectarien der Blüthen von Fritillaria imperialis, Acer pseudoplatanus, sowie der Blattstiele von Prunus laurocerasus etc. keineswegs die secretorische Befähigung verloren, denn durch Zugabe von etwas Zucker (oder Zuckerlösung) auf die secernirende Fläche (die unter allen Umständen für Wasser genügend permeabel sein muss), wurde die Wasserausscheidung sogleich wieder in der früheren Weise hervorgerufen (Wilson l. c..

Besitzt die Pflanze die Fähigkelt den Zucker zu ersetzen, so kann das Abspülen nicht die Wassersecretion in den Nectarien aufheben. Uebrigens wird dann durch den Zuckergehalt der Flüssigkeit die Secretion dieses Stoffes und damit die Wiederherstellung der die Wassersecretion bewirkenden Ursache erwiesen.

Die Befähigung zu wiederholter Secretion von Zucker oder anderen Stoffen ist natürlich von der Natur der Pflanze abhängig und ausserdem mit dem Entwickelungsstadium und äusseren Bedingungen veränderlich. In älteren Blüthen von Fritillaria imperialis genügt oft ein einmaliges kräftiges Auswaschen, um die Absonderung von Honigsaft in den grossen Nectarien im Grunde des Perigons ganz aufzuheben, während dasselbe in ganz jungen Blüthen nur durch 2—4 malige Wiederholung der Operation erreicht wird. Ferner musste z. B. in den Versuchen Wilson's das Abspülen im Laufe von 1 bis einigen Tagen 5 bis 6 mal wiederholt werden, um zu erreichen, dass die Blattstieldrüsen von Prunus laurocerasus im dampfgesättigten Raume nicht mehr Flüssigkeit ausschieden. Es kann aber sehr wohl Pflanzen geben, bei denen unter den gegebenen Bedingungen die Zuckersecretion nicht aufhört und so ist es auch nicht überraschend, dass Schimper[1]), trotz täglichen Auswaschens, die Blattstieldrüsen von Cassia neglecta noch nach 8 Tagen ungeschwächt secerniren sah. Wird in einem solchen Falle, also auch dann, wenn Regen das Auswaschen besorgt, oder wenn Thiere sich des Nectars bemächtigen, ein ansehnlicher Zuckerverlust herbeigeführt, so ist das nicht wunderbarer, als dass überhaupt eine jede regulatorisch gelenkte Thätigkeit mit höherer Inanspruchnahme einen grösseren Aufwand fordert.

Die vitale Thätigkeit zur Erreichung der Nectarsecretion beschränkt sich, wie wiederholt betont, auf die Schaffung und Erhaltung von osmotisch wirksamer Substanz ausserhalb der Zellen (der Kürze halber sei Zucker gesagt). Gewöhnlich wird dieser Zucker aus den Drüsenzellen secernirt, doch wird in

1) Schimper, Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen 1888, p. 72. Aehnliche Beobachtungen bei Büsgen, Honigthau 1891, p. 32.

manchen Fällen ein gewisses Quantum durch eine extraplasmatische, aber ebenfalls vom Leben abhängige Metamorphose der Zellwand geliefert. Da dieser Vorgang sich aber gewöhnlich nur einmal, bei der Einleitung der secretorischen Thätigkeit abzuspielen pflegt, da ferner wohl alle Nectarien Zucker ausscheiden, so kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass diese Zellhautmetamorphose nicht in erster Linie auf den Gewinn von Zucker berechnet ist, sondern vielmehr auf Erleichterung der Secretion. Jedoch giebt es auch leicht durchlässige Cuticula (§ 21, 27) und so kann nicht überraschen, dass die Beseitigung der Cuticula in anderen Nectarien und Wasserdrüsen unterbleibt.

Die Zuckersecretion, auf welche die Mechanik der Nectarien hinausläuft, wurde als ein Problem des Stoffaustausches anderweitig behandelt (Kap. IV). Bei dieser Gelegenheit sind auch allgemein die Mittel und Wege gekennzeichnet, durch die der Stoffaustausch und speciell auch die Secretion nach Aussen regulatorisch, d. h. nach Bedarf gelenkt wird. Wie aber im einzelnen die lebensthätige Zelle arbeitet, das ist auch für die Nectarien unbekannt, deren Mechanik in Bezug auf das Wasser einfach ist, sobald man den wirkenden Zucker als gegeben hinnimmt.

So ist in Hinsicht auf den Zucker (oder andere Stoffe) noch zu entscheiden, wie es erreicht wird, dass die Protoplasten der Drüsenzellen durch die gelegentlich gewaltige osmotische Leistung des hoch concentrirten Nectars nicht geschädigt werden (§ 23). Ferner ist aufzuklären, wodurch der Zucker in den Nectarien sich erhält, also warum er nicht in die Gewebe aufgesaugt wird. Vielleicht reicht hierfür eine schwierige Durchlässigkeit der Drüsenzellen in Verband mit einer fortschreitenden Ausscheidung des Zuckers nach Aussen aus. Mit dem Stillstand dieser Ausscheidung wird dann endlich ein Schwinden des Zuckers und ein Abtrocknen des Nectars eintreten, wie es thatsächlich an manchen Honigsaftbehältern bei längerer Lebensdauer beobachtet wird (Wilson l. c. p. 13), während andere noch gefüllt sind, wenn die Blüthe ohne zuvoriges Absterben der Gewebe abfällt. Falls aber endlich der Zucker eingesaugt und wie anderes disponibles Material im Stoffwechsel verwandt wird, so ist das kein Grund, den Nectar mit Bonnier[1]) wesentlich als Reservenahrung anzusehen, die in der That in sehr unpraktischer Weise untergebracht wäre. Es ist zudem allgemein bekannt, dass den Pflanzen als Aequivalent für die Bereitung und Darbietung dieser Lockspeise Nutzen erwächst, sei es, dass die besuchenden Insecten die Befruchtung vermitteln, oder die Pflanze gegen Feinde schützen, oder sonst in irgend einer Weise dienstbar sind.

Ueber Vorkommen und Bauverhältnisse der floralen und extrafloralen Nectarien geben die diesbezüglichen zahlreichen Schriften Aufschluss[2]), ebenso über die Bauverhältnisse der secernirenden Zellen, die in jedem Falle in ihren

1 Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 8, p. 199.

2) De Bary, Anatomie 1877, p. 93; Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 168; Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 119; Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1878. VI. sér., Bd. 8, p. 1; Poulsen, Bot. Centralblatt 1881, Bd. 6, p. 7; Grassmann, Flora 1884, p. 13; Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien 1886; Schimper, l. c.; Acton, Annals of Botany 1888—89. Bd. II, p. 53; Wettstein, Botan. Jahresb. 1888, p. 328 u. s. w. Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntniss d. Septalnectarien 1897.

Eigenschaften und Thätigkeiten den sich aus obigem ergebenden Bedingungen genügen müssen. Diese secernirenden Zellen sind oft klein und inhaltsreich, liegen gewöhnlich oberflächlich, jedoch in gewissen Fällen eingesenkt, so dass Drüsen mit Ausführungsgängen entstehen und schliessen häufig, doch nicht immer lückenlos aneinander. Wie schon bemerkt, stossen sie nur theilweise die Cuticula ab und leicht verständlich ist, dass sie bei einer energischen secretorischen Thätigkeit die in ihnen aufgespeicherte Stärke u. s. w. ganz oder theilweise verlieren. Zur Aufrechthaltung der Thätigkeit muss ohnehin für eine günstige Zufuhr von Wasser und von Nährstoffen gesorgt sein.

Historisches über die Secretionsursachen. Nachdem die Wasserausscheidungen beim Bluten und in Nectarien bis dahin nicht auseinander gehalten worden waren, geschah dieses in meinen »Osmotischen Untersuchungen 1877, p. 232« und im Anschluss hieran führten die in meinem Institut von Wilson [1]) angestellten Studien zu den dargelegten Resultaten. Bei Anzweiflung dieser plasmolytischen Wassersecretion von Seiten einzelner Forscher handelt es sich durchweg um ein Verkennen der physikalischen und physiologischen Grundlagen, insbesondere der osmotischen Leistungen, und Hand in Hand damit um unzureichendes Auseinanderhalten von Zucker- und Wassersecretion, also von Ursache und Wirkung [2]).

Zusammensetzung [3]). Neben Zuckerarten pflegen in der Nectarflüssigkeit nur geringe Mengen anderer Stoffe vorzukommen, deren Existenz schon durch Geruch und Geschmack und die entschieden saure Reaction des Honigsaftes einiger Pflanzen verrathen wird. So mögen sich in gewissen Fällen auch kleine Mengen stickstoffhaltiger Stoffe einfinden, welche in dem von v. Planta untersuchten Nectar fehlten. Ausser Dextrose, Laevulose und Saccharose kommt bei bestimmten Pflanzen Mannitose (Fraxinus, Sambucus) vor, oder es gesellen sich Dextrine oder andere schleimige Lösungen bildende Kohlenhydrate bei. Neben solchen soll nach Stadler [4]) im Blüthennectar von Pinguicula alpina eine eigentliche Zuckerart fehlen, eine Angabe, die der Nachprüfung bedarf. Während in manchen Honigsäften kein Rohrzucker gefunden wurde (Protea mellifera nach v. Planta), ist dieser in anderen Fällen die überwiegende Zuckerart, die im Blüthennectar von Hoya carnosa nach v. Planta 87,4 Proc. ausmacht. Da aber nach Bonnier der Gehalt an Rohrzucker zur Zeit der lebhaftesten Secretion ein Maximum erreicht, so scheint dieser nach der Secretion eine theilweise Inversion zu erfahren, womit wohl verträglich ist, dass im Nectar oft die Dextrose überwiegt. Jedenfalls ist, wie schon Braconnot (1841) nachwies der Rohrzucker im Nectar verbreitet [5]) und wenn daraus nicht folgt, dass immer und allein nur dieser Zucker ausgeschieden wird, so ist doch gewiss, dass der Rohrzucker als solcher durch den Protoplasten diosmirt (§ 16). In den soeben citirten Schriften sind auch Angaben über den wechselnden Wassergehalt des Nectars zu finden.

---

1) Wilson, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1881, Bd. I, p. 1.

2) Büsgen, Honigthau 1891, p. 31. Vgl. dazu Pfeffer, Energetik 1892, p. 267. Siehe auch dieses Buch § 46 u. 47.

3) Siehe namentlich v. Planta, Zeitschrift für physiol. Chemie 1886, Bd. 10, p. 227; Bonnier, l. c., p. 84 u. die in diesen Schriften cit. Lit.

4) Stadler, l. c., p. 73.

5) Vgl. auch E. Schulze und Frankfurt, Zeitschrift für physiol. Chemie 1895, Bd. 20, p. 582.

Aeussere Einflüsse. Wie andere Vorgänge beginnt auch die Nectarsecretion mit einer specifisch verschiedenen Entwickelungsphase, um nach kürzerer oder längerer Zeit zu erlöschen[1]). Natürlich haben die allgemeinen Vegetationsbedingungen einen mehr oder weniger günstigen Einfluss auf die Nectarabsonderung[2]), welche begreiflicher Weise u. a. benachtheiligt sein wird, wenn in einem Hungerzustande das verfügbare Nährmaterial mit überwiegender Energie durch andere Stoffwechselprocesse beschlagnahmt wird. Offenbar war Nährstoffmangel die Ursache, dass, wie Schimper[3]) fand, die Nectarien von Cassia neglecta in kohlensäurefreier Luft und ebenso im Dunklen nach einigen Tagen die Secretion einstellten, während diese fortdauerte, wenn nur die Nectarien, nicht aber das übrige Blatt dem Lichte entzogen waren.

Daneben kann das Licht noch in anderer, allerdings in unbekannter Weise influiren. Denn nach Wilson[4]) veranlasst Beleuchtung trotz des Aufenthalts in kohlensäurefreier Luft die Secretionsthätigheit der Nectarien an den Nebenblättern von Vicia faba, während dieselbe im Dunklen, trotz des Nährstoffvorraths, nicht zur Ausbildung und sogar zum Stillstand kommt. Ebenso ist es z. B. sicher nicht durch Mangel an Nahrung verursacht, dass die Blüthennectarien von Eranthis hiemalis in stark diffusem Licht nicht secerniren, während in gewissen anderen Blüthen (Fritillaria, Helleborus) die Secretionsthätigkeit bei Entwickelung im Dunklen ausgebildet wird. Ferner vermögen die Blattnectarien von Prunus laurocerasus und, wie schon erwähnt, die von Cassia neglecta ihre Ausscheidungsthätigkeit im Dunkeln zu eröffnen. Es wird also von Fall zu Fall entschieden werden müssen, inwieweit das Licht durch Nährstoffproduction oder in anderer Weise influirt.

Zur Ausbildung und zur Entwickelung der Thätigkeit der Nectarien bedarf es jedenfalls einer bestimmten Temperatur. Einmal in Gang gesetzt, vermögen gewisse Nectarien auch wohl in einer zur Ausbildung ungenügenden Temperatur die Secretion fortzusetzen; wenigstens beobachtete Wilson (l. c.) dieses für die Blattnectarien von Prunus laurocerasus, welche noch bei 1—5 C. secerniren.

Honigthau u. s. w. Wir haben hier nicht alle Zuckerausscheidungen zu verfolgen, die normal oder pathologisch zu Stande kommen. Zu den pathologischen Erscheinungen zählt der sog. Honigthau, der sehr gewöhnlich, jedoch nicht, wie Büsgen annahm[5]), stets durch Blattläuse erzeugt wird. Denn auch ohne diese kann nach Bonnier[6]) Honigthau entstehen, der dann öfters aus den Spaltöffungen hervortritt. Die Entstehung dieser Secretion wird durch kühle Nächte, auf welche warme und trockene Tage folgen, begünstigt und Bonnier konnte dieselbe künstlich hervorrufen, indem er Zweige nach zuvorigem Eintauchen in Wasser in dampfgesättigter Luft hielt.

---

1) Thatsachen bei Bonnier, l. c., p. 192; Schimper, l. c., p. 72.

2) Ueber den Einfluss des Bodens siehe Bonnier, Bot. Centralbl. Beihefte 1894, Bd. 4, p. 119.

3) Schimper, l. c., p. 75.

4) Wilson, l. c., p. 12. — Die Abhängigkeit der Secretion vom Licht bei dieser Pflanze u. bei den Blüthen von Lobelia erinus wurde von Darwin (Wirkung d. Kreuz- u. Selbstbefruchtung 1877, p. 388) entdeckt.

5) Büsgen, Der Honigthau 1891. Hier ist auch die bezügliche Liter. zu finden.

6) Bonnier, Revue général. d. Bot. 1896, Bd. 8, p. 22.

Der Honigthau entsteht zuweilen so reichlich, dass es besonders bei feuchtem Wetter zu einem Abtröpfeln von den Bäumen kommt[1]). Dieses Tröpfeln fällt offenbar bei den sog. Regenbäumen wärmerer Länder (Caesalpinia pluviosa, Calliandra Saman) noch reichlicher aus[2]). In jedem einzelnen Falle wird aber zu entscheiden sein, ob es sich um Honigthau oder um eine Leistung normaler Nectarien handelt.

Kapitel VII.

Die Nährstoffe der Pflanze.

Abschnitt I.

Allgemeine Uebersicht.

§ 50. Herkunft und Bedeutung der Nahrung.

In einem Samen, in einer Pilzspore ist nur ein geringer Theil des Nährmaterials vorhanden, dessen eine Pflanze während ihres Lebens bedarf. Alles übrige muss also von aussen aufgenommen werden und um wie ansehnliche Stoffmengen es sich handelt, lehrt der aus einem kleinen Samen erwachsende Baum oder die Pilzernte, die in wenigen Tagen das Gewicht der ausgesäten Spore um das vieltausendfache übertrifft. Aus der Zusammensetzung der getrockneten Pflanzen ist aber schon zu entnehmen, dass dem Organismus als Nahrung vorwiegend Kohlenstoffverbindungen, also organische Substanzen zur Verfügung stehen müssen.

Im allgemeinen wird aber erst durch chemische Metamorphosen und theilweise durch sehr tiefgreifende Umlagerungen die zugeführte Nahrung für den Organismus nutzbar gemacht. Denn es ist die Aufgabe des Stoffwechsels, die zum Aufbau des Körpers nothwendigen Stoffe zu formiren und ebenso für den Gewinn der Betriebsenergie zu sorgen, die für den Unterhalt des Lebens und der Lebensthätigkeit unerlässlich ist. Aufbauende und zerstörende Stoffwechselprocesse sind ebenso allgemein thätig und nothwendig, wie im animalischen Organismus, und die zum Gewinn von Betriebskraft unerlässlichen Umlagerungen bringen es mit sich, dass nie die Gesammtheit der in die Pflanze eingeführten Stoffe als Baumaterial zur Verwendung kommt und nie in dem Organismus die gesammte Stoffmenge vorhanden ist, welche im Laufe der Entwickelung aufgenommen wurde. Eine Beseitigung der nicht weiter ver-

---

1) Vgl. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 450; Boussingault Agron., Chim. agricole etc. 1874, Bd. 5, p. 38; Musset, Botan. Jahresb. 1879, p. 222. Weitere Lit. bei Büsgen.

2) Siehe Büsgen, l. c., p. 26; Dyer, Bot. Jahresb. 1878, p. 326.

arbeitbaren Producte des Stoffwechsels, der Kohlensäure und anderer Körper, ist sogar eine unerlässliche Existenzbedingung für den Organismus.

Wenn also ein Pilz oder eine höhere Pflanze mit Zucker (oder mit Glycerin u. s. w.) als einziger organischer Nahrung gedeiht, so ist damit zugleich angezeigt, dass die Pflanze unter Verarbeitung der Zuckers alle die im Aufbau betheiligten zahlreichen Kohlenstoffverbindungen zu formiren und überhaupt alles zu erreichen vermag, was für Aufbau und Betrieb nothwendig ist. Nach dem Auswachsen ist aber die Fortdauer des Betriebsstoffwechsels in jedem Organe, in jeder Zelle für die Erhaltung der Lebensthätigkeit nothwendig und diesem Betriebsstoffwechsel ist nunmehr der auch jetzt noch energische Stoffumsatz ganz oder doch der Hauptsache nach gewidmet. Aber auch während des Wachsens und Ausbildens wird sehr gewöhnlich von der verbrauchten organischen Nahrung nur ein kleiner Theil dem Körper als Baumaterial incorporirt. Durch den zertrümmernden chemischen Umsatz wird eben dauernd Energie für die lebendige Thätigkeit gewonnen und ohne die nothwendige Betriebsenergie kommt das Getriebe des Lebens ebenso gut zum Stillstand, wie die Maschine, unter der das Feuer erlischt. Desshalb stirbt ohne Zufuhr von Nahrung der vegetabilische und der animalische Organismus den Hungertod, sobald mit Consum der im Körper vorhandenen und disponibel zu machenden Stoffe die Aufrechthaltung des angestrebten Betriebes nicht mehr möglich ist. Durch das von dem Stoffwechsel abhängige lebendige Getriebe wird umgekehrt aber auch der Stoffumsatz bedingt und regulatorisch gelenkt. Ein solches gegenseitiges Bedingtsein durchzieht nothwendiger Weise das ganze Lebensgetriebe, wie schon in der Einleitung (§ 1) betont ist, wo zugleich hervorgehoben wurde, dass und warum aus praktischen und didaktischen Rücksichten eine getrennte Behandlung von Stoffwechsel und Kraftwechsel geboten ist.

Der Gewinn der Nahrung, über den dieses Kapitel handelt, ist in so mannigfacher Weise mit chemischen Metamorphosen verknüpft, dass schon dieserhalb einige allgemeine Vorbemerkungen über den Stoffumsatz geboten sind. So wird in vielen Fällen das Nährmaterial durch einen extracellularen Umsatz (Verdauung) in aufnehmbare Form gebracht oder intracellulare Metamorphosen ermöglichen die Mobilisirung und Fortführung von aufgespeicherter Nahrung zu den Verbrauchsorten. Ferner wird durch eine ausgezeichnete Synthese in den Chlorophyllkörpern Zucker (oder ein anderer Nährstoff) geschaffen und durch diesen Akt eine Nahrung eingeführt, die in dem betreibenden und bauenden Stoffwechsel (beide zusammen mögen Betriebsstoffwechsel genannt werden) durchaus dieselbe Bedeutung hat und dieselbe Verwendung findet, wie der Zucker, welcher einem Pilze oder einer grünen Pflanze von Aussen zugeführt wird. Weiter bedarf es der Formirung von Eiweissstoffen nicht, wenn diese als solche von Aussen bezogen werden. Die Eiweisssynthese ist demgemäss ein vorbereitender Schritt, eine Schaffung des Materials, das im Betriebsstoffwechsel weiter nutzbar gemacht wird und in solcher Erwägung ist es gerechtfertigt, die Eiweisssynthese in diesem Kapitel zu behandeln. Jedoch ist nicht nur in diesem, sondern in vielen Fällen ein scharfes Auseinanderhalten der auf Nährstoffbereitung und der auf Betrieb berechneten Umsetzungen schon der unzureichenden Einsicht halber unmöglich und würde bei der innigen Verkettung und gegenseitigen Abhängigkeit des ganzen Getriebes sicherlich auch

dann nicht überall durchführbar sein, wenn alle Vorgänge klar vor unseren Augen lägen.

Unter »Stoffwechsel« fassen wir naturgemäss, wie es schon der Titel dieses Buches anzeigt, die Gesammtheit der chemischen Umsetzungen zusammen, die sich durch Vermittelung des Organismus und im Dienste dieses abspielen, gleichviel wie und wo der chemische Process verläuft, ob er sich intra- oder extracellular abwickelt und welcher Art immer die veranlassenden Ursachen und die zur Durchführung angewandten Mittel sein mögen.

Alle diese Punkte sind natürlich in jedem einzelnen Fall zu präcisiren. Jedoch ist mit der vollendetsten chemischen Gleichung, wie früher (§ 1) betont, weder in einem Mechanismus, noch in einem Organismus eine Erklärung des Getriebes möglich. Denn dieses ist in allen Fällen davon abhängig, wie und unter welchen Bedingungen der betreibende chemiche Umsatz angreift, an welchem Punkte ein Stoff als ein mitwirkender Theil in das verkettete Gesammtgetriebe eingefügt wird oder irgend wie zur Wirkung kommt. Die einfache Ueberlegung, dass da, wo der Zucker die einzige Nahrung ist, aus diesem alle die zahlreichen Kohlenstoffverbindungen gebildet werden, sagt klar und deutlich, dass derselbe Körper an verschiedenen Orten, sogar in derselben Zelle in ganz verschiedener Weise verarbeitet wird. Denn je nach Umständen kann ein Zuckertheilchen der Athmung anheimfallen, oder zur Bildung von Zellhaut oder von Proteinstoffen dienen, oder im Nectar den Insecten als Lockspeise dargeboten werden. Der Wechsel der Constellationen bringt es ferner mit sich, dass ein während längerer Zeit intact gebliebenes Stoffwechselproduct normaler Weise oder in Nothlagen von Neuem dem Stoffwechsel anheimfällt und in einer von den Verhältnissen abhängigen Weise weiter verarbeitet wird.

In Hinsicht auf das Verhalten gegenüber dem Stoffwechsel und auf die Bedeutung für die Pflanze kann man ganz im allgemeinen 1) Baustoffe oder formative Stoffe, 2) plastische oder trophische Stoffe, 3) aplastische oder atrophische Stoffe unterscheiden.

Als plastische Stoffe fassen wir alle diejenigen Körper zusammen, die sogleich nach dem Eintritt oder erst nach längerer Magazinirung in den Stoffumsatz gerissen werden, also wie auch die von Aussen zugeführten Körper dazu befähigt sind, als Nährmittel zu functioniren. Aplastisch sind demgemäss alle Körper, die dem ferneren Stoffwechsel entzogen bleiben. Dieses trifft freilich auch, wie es nicht anders sein kann, für die Stoffe zu, welche zum Aufbau des Körpers dienen, Stoffe, die wir mit Rücksicht auf diese Aufgabe als Baustoffe oder formative Körper zusammenfassen.

Jedoch auch andere Körper, die dem physiologischen Stoffwechsel entzogen bleiben, und in Hinsicht auf ihre Bedeutung entzogen sein müssen, haben zum Theil bestimmten Zielen und Zwecken zu dienen. So bedient sich die Pflanze der Enzyme, um sich durch die verdauende Wirkung andere Stoffe zugänglich zu machen, und Gerbstoffe, aetherische Oele, Gifte u. s. w. haben im Dienste der Pflanze als Schutz-, Lockmittel u. s. w. eine mehr oder minder hervorragende Bedeutung. Diese und ähnliche Körper werden in der That in der Pflanze in specifischer Weise und zu bestimmten Zwecken, demgemäss nur zeitweise oder in begrenzter Menge producirt, unterscheiden sich also darin von den unvermeidlichen Spalt- und Nebenproducten, die dauernd entstehen und entstehen

müssen, sofern und so lange der physiologische Stoffumsatz thätig ist (§ 77). Solche Producte, wie die Athmungskohlensäure, wie Alkohol und andere Endproducte der Gährung, müssen nothwendig secernirt und entfernt werden, wenn die Existenzbedingungen für den Organismus erhalten werden sollen. Jedoch ist nicht jedes »Secret« zugleich ein »Excret«, d. h. ein unnützes Nebenproduct, denn die Ausscheidung der Enzyme, der ätherischen Oele u. s. w. ist geradezu nothwendig, damit diese Körper extracellular in dem vorhin angedeuteten Sinne eine Rolle im Dienste der Pflanze spielen. Zudem liegt eine Secretion auch dann vor, wenn plastische Stoffe aus einer Zelle austreten, um von einer anderen Zelle aufgenommen zu werden, und in dieser Weise spielt bekanntlich die Secretion in der Stoffwanderung, überhaupt in dem ganzen Stoffaustausch eine wichtige Rolle.

Um scharfe und unüberbrückbare Schranken soll und kann es sich freilich in dieser Rubricirung nicht handeln. Das ist ganz selbstverständlich, sobald man bedenkt, dass derselbe Stoff häufig zu ganz verschiedenen Zwecken nutzbar gemacht wird, ja dass dasselbe Stofftheilchen im Laufe der Entwickelung oder mit veränderten Bedingungen verschiedenem Schicksal anheimfällt. Nicht selten wird z. B. eine Zellwand, die bis dahin zur Festigung diente, in lösliche plastische Stoffe umgesetzt und manche Bausteine des Protoplasten dürften sich überhaupt nur im stetigen Wechsel der constituirenden Stofftheilchen erhalten. Ferner wird der Zucker, der sich im Honigsaft aplastisch verhielt, späterhin zuweilen in den Stoffwechsel gerissen und dieses Schicksal erfahren bei Herbeiführung eines Hungerzustandes nicht selten Körper, die unter normalen Verhältnissen im Organismus dauernd intact geblieben wären (§ 93). Andererseits wird selbst ein so exquisites Secret wie die Kohlensäure bedingungsweise, d. h. sofern der Chlorophyllapparat functionirt, verarbeitet und in der Pflanze nutzbar gemacht.

Im Anschluss an das Vorige, also mit Rücksicht auf die physiologische Bedeutung, wird auch »Assimilation« und »Dissimilation« unterschieden. Wenn »Assimilation« gelegentlich speciell auf die Formation von Körperbausteinen, also auf den organisatorischen Stoffwechsel eingeschränkt wurde, so dürfte es doch praktischer sein, dem üblichen Gebrauche zu folgen und unter »Assimilation« auch diejenigen physiologischen Processe zusammenzufassen, die im Organismus zur Herstellung von plastischen Stoffen dienen. In solchem Sinne wird z. B. die Production von Kohlenhydraten im Chlorophyllapparate als »Assimilation« angesprochen, zu der mit gleichem Rechte die Synthese der Eiweissstoffe, oder die Formation der verschiedenen Bau- und Nährstoffe in dem mit Ameisensäure oder Essigsäure ernährten Pilze zu rechnen sind. Damit ist genugsam gekennzeichnet, was unter »Dissimilation« zu verstehen ist und dass auch in diesem Falle eine durchgreifende und scharfe Abgrenzung unmöglich ist [1]).

Wie allgemein in der Thierphysiologie wurde auch in der Botanik, z. B. von Bischoff[2]) und Schleidem[3]), Assimilation in einem dem Obigen unge-

1) Ich gehe deshalb nicht auf weitere mögliche Unterscheidungen ein, also auch nicht auf die Unterscheidung von Fremd- und Selbstassimilation, die man mit Roux (Ergebnisse d. Anatom. u. Entwickelungsgeschichte, herausg. v. Merkel u. Bonnet 1892, Bd. II, p. 430) wohl machen könnte.

2) Bischoff, Handbuch d. Bot. Terminologie u. Systemkunde 1833, Bd. I, p. 13.

3) Schleiden, Grundzüge d. wiss. Botan. 1845, II. Aufl., Bd. 1, p. 278. — Ebenso u. a. Nägeli, Sitzungsb. d. Münchener Akad. 1879, p. 284.

führ entsprechenden Sinne benutzt. Es ist also auch historisch nicht geboten, »Assimilation«, wie es Sachs[1]) that, auf die Production organischer Substanz im Chlorophyllapparat zu beschränken, eine Production, die eben einen speciellen Fall der Assimilation vorstellt, den man, wo es nöthig ist, als Kohlensäure- oder Kohlenstoffassimilation charakterisiren kann.

Physiologische Aufgaben und Ziele, auf welchen die obigen Begriffsbestimmungen fussen, werden aber sehr oft mit verschiedenen Mitteln und Wegen erreicht. So kann denn auch ein Assimilat in chemischer Hinsicht ebensowohl durch Aufbau (Synthese), als durch Abbau producirt werden. In der That geschieht beides im Getriebe des Organismus. Kohlenhydrate werden z. B. nicht nur durch Synthese aus Kohlensäure und Wasser, sondern auch durch tiefgreifende Zertrümmerung aus Proteinstoffen u. s. w. geschaffen. Ja aus Zertrümmerung complexer Molecüle gehen im Organismus gar häufig plastische oder speciell formative Stoffe hervor (Kap. VIII).

Unter allen Umständen ist dahin zu streben, die chemischen Vorgänge und Umsetzungen im Organismus ihrer Causalität und ihrem Wesen nach zu präcisiren und in solcher Betrachtung wird man natürlich im gleichen Sinne wie der Chemiker von Aufbau (Synthese) und Abbau (Analyse) reden. Nur muss man sich dabei wohl bewusst bleiben, dass es sich dann um chemische, bei Assimilation und Dissimilation aber um physiologische, also von einem ganz anderen Standpunkt aus abstrahirte Begriffe handelt. Demgemäss giebt es sowohl eine durch Synthese, als auch eine durch Abbau erzielte Assimilation, resp. Dissimilation und in einem entsprechenden Sinne kann man auch von progressiver und regressiver chemischer Metamorphose reden.

Im betreibenden und bauenden Stoffwechsel gehen unvermeidlich immer aufbauende und abbauende chemische Processe von statten. Durch chemische Zertrümmerungen wird ja die Betriebsenergie gewonnen, und wo durch irgend welche Wechselwirkungen eine Synthese erreicht, also ein gewisses Stoffquantum auf Kosten eines anderen auf ein höheres Energiepotential gehoben wird[2]), da müssen unvermeidlich auch Abbauproducte entstehen, zu denen z. B. Kohlensäure, aber auch Alkohol oder andere Gährproducte zählen. Sobald aber, je nach den Entwickelungsphasen und Thätigkeitsverhältnissen, neben der nie fehlenden Dissimilation eine assimilatorische Thätigkeit uns mehr oder minder auffällig entgegentritt, werden sich auch neben dem unvermeidlichen abbauenden Stoffwechselprocessen mehr oder minder ausgedehnte oder auffällige synthetische Operationen abspielen. Allerdings wird nach dem Auswachsen die formative Assimilation nicht mehr soviel als zuvor zu leisten haben, und in Zellen, in denen nur die für den Unterhalt des Lebens nothwendige Betriebsenergie zu schaffen ist, mögen eigentliche Synthesen gelegentlich fehlen.

Die Realisirung der Stoffwechselthätigkeit setzt natürlich immer die Zufuhr der nothwendigen Nährstoffe voraus, doch sind die verschiedenen Pflanzen, insbesondere in Bezug auf die Ausnutzung der Kohlenstoffverbindungen in ungleicher Weise befähigt. So gedeihen viele Pilze, sofern die übrigen nothwendigen Elemente in geeigneter Form zur Verfügung stehen, mit Zucker als einziger or-

1) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 18.
2) Pfeffer, Studien z. Energetik 1892.

ganischer Nahrung, während nur einzelnen Ameisensäure genügt. Diejenigen Pilze aber, denen nicht die Fähigkeit zukommt, unter Verwendung von Ammonnitrat Proteinstoffe aufzubauen, bedürfen der Zufuhr von Pepton oder Eiweissstoffen. Andererseits sind gewisse Organismen sogar befähigt, sich den molecularen Stickstoff nutzbar zu machen (§ 68).

Mit dem Gedeihen ist zugleich erwiesen, dass im Stoffwechsel des Organismus alle die für den Aufbau und den Betrieb unerlässlichen Verbindungen erzeugt werden. Der Pilz, dem als einzige organische Nahrung Ameisensäure zur Verfügung steht, vermag also unter Opferung und Zertrümmerung eines Theiles dieser Nahrung (im Athmungsprocess oder in anderen Vorgängen) die Energie für seine Thätigkeit und somit auch für die synthetischen Operationen zu gewinnen, in welchen, ausgehend von der Ameisensäure, Kohlenhydrate, Fette, Eiweissstoffe u. s. w. erzeugt werden. Alle diese unerlässlichen Synthesen verstehen die Nitrit- und Nitratbacterien sogar von der Kohlensäure aus vorzunehmen, während in ihnen durch Oxydation von Ammoniak zu salpetriger Säure, bezw. durch Oxydation dieser zu Salpetersäure die betreibende Energie geliefert wird (§ 63). Ueberraschen kann es demnach nicht, wenn fernerhin Organismen bekannt werden sollten, in denen die nothwendige Energie für die Assimilation der Kohlensäure durch Zertrümmerung organischer Stoffe gewonnen wird. Ohnehin trifft dieses für diejenigen Synthesen zu, die von der einfachen Ameisensäure ausgehen, und in principieller Hinsicht ist es ohne Belang, ob die Betriebsenergie durch Zertrümmerung derselben oder einer anderen Verbindung gewonnen wird. Allgemein aber ist das ganze Walten und Schaffen im Organismus von chemischen Umsetzungen und zwar auch solchen abhängig, durch die chemische Energie für den Betrieb disponibel wird[1]).

Abgesehen von den Nitrit- und Nitratbacterien sind zur Zeit mit Sicherheit keine Organismen bekannt, die mit Hilfe chemischer Energie aus Kohlensäure organische Nahrung produciren. Dagegen besitzen die grünen Pflanzen in dem Chlorophyllapparat ein Organ, das speciell dazu bestimmt ist, mittelst der Energie der Lichtstrahlen die Kohlensäure zu assimiliren und auf diese Weise Zucker (d. h. organische Substanz) zu schaffen, der ernährungsphysiologisch dieselbe Bedeutung hat, wie der Zucker, welchen der Pilz oder eine andere Pflanze als Nahrung von aussen bezieht. Uebrigens wird ohne den Besitz der Chlorophyllorgane in gewissen Purpurbacterien unter Vermittelung bestimmter Licht- und Wärmestrahlen Kohlensäure assimilirt (§ 52) und möglicher Weise lernt die Zukunft Organismen kennen, in denen zu gleichen Zwecken andere Formen von strahlender Energie ausgenutzt werden. Vielleicht sind in solchem Sinne in concreten Fällen auch elektrische Kräfte dienstbar, mit deren Hilfe bekanntlich durch Menschenhand auf synthetischem Wege organische und auch ernährende organische Körper darstellbar sind. In Hinsicht auf die betreibenden Energiemittel wird man also allgemein, je nach den obwaltenden Verhältnissen von Photosynthese, Thermosynthese, Chemosynthese, Elektrosynthese u. s. w. reden.

Mit der Production organischer Nahrung (es mag dafür kurzweg Zucker gesagt sein) in der eigenen Fabrik vermag die grüne Pflanze in Wasser oder ausgeglühtem Sande zu gedeihen, sofern diese Medien die nothwendigen an-

---

1) Näheres bei Pfeffer, Studien z. Energetik 1892.

organischen Salze darbieten, während es des Zusatzes von Zucker bedarf, damit auf solchem Nährboden ein Pilz wächst. Die Pilze und ebenso andere chlorophyllfreie Pflanzen (mit den oben erwähnten Ausnahmen) gewinnen desshalb ihre organische Nahrung als Saprophyten, d. h. aus todten organischen Massen, oder indem sie als Parasiten in oder auf lebenden Pflanzen oder Thieren vegetiren. Doch giebt es auch Pflanzen, die einen Theil ihrer organischen Nahrung von aussen beziehen, während gleichzeitig ein anderer Theil aus Kohlensäure und Wasser producirt wird. In dieser Weise wird späterhin alle organische Nahrung von nicht wenigen Pflanzen gewonnen, die in früheren Entwickelungsstadien die gesammte organische Nahrung von aussen bezogen hatten (§ 64). Zweifellos wird es mit der Zeit auch noch besser und vollständiger gelingen, in grünen Pflanzen den normaler Weise selbst producirten Zucker durch künstlich eingeführte organische Nahrung zu ersetzen (§ 55).

So wichtig und bedeutungsvoll die photosynthetische Production von organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser für die Ernährung der grünen Pflanze und für den ganzen Kreislauf in der Natur ist, so repräsentirt sie in ernährungsphysiologischer Hinsicht doch nur einen besonderen Modus der Gewinnung und Einführung der nöthigen organischen Nahrung. Wie diese gewonnen wurde, das ist aber für den betreibenden und aufbauenden Stoffwechsel ohne Belang, und so gut wie der Zucker im Stoffwechsel des Zuckerfabrikanten dieselbe Bedeutung hat, wie im Stoffwechsel desjenigen Menschen, der ihn aus zweiter oder vierter Hand kauft, verarbeitet die chlorophyllfreie Pflanze den Zucker nicht anders, wie die grüne Pflanze, die ihn in eigener Fabrik producirt. Ohnehin ist diese Production auf die Chlorophyllkörper beschränkt und schon der Protoplast derselben Zelle, sowie alle nicht grünen Zellen des Sprosses und der Wurzel, leben ebensogut von dem ihnen zugeführten Zucker wie der parasitische Pilz, der diesen oder einen aus dem Zucker formirten Körper dem grünen Producenten entnimmt, oder der Schimmelpilz, der den aus der Zuckerrübe hergestellten Zucker aus einer von Menschenhand zusammengesetzten Culturflüssigkeit bezieht.

Wie ein Thier nicht immer frisst, muss auch die Pflanze nicht ununterbrochen mit Einführung von Nahrung beschäftigt sein, während in ihr, wie in jedem Organismus zur dauernden Entfaltung der Lebensthätigkeit die continuirliche Realisirung des bedingenden und betreibenden Stoffwechsels unerlässlich ist. Dazu gehört auch die Athmung, die sich in Thieren und Pflanzen Tag und Nacht in gleicher Weise abspielt, zu der sich aber bei grünen Pflanzen am Tage der mit der Nahrungsfabrication im Chlorophyllapparat verknüpfte Gaswechsel gesellt. In der umgebenden Luft kommt selbstverständlich nur die Resultante aus beiden Processen zum Ausdruck und so wird die Luft durch grüne Pflanzen am Tage, trotz der fortschreitenden Athmung, ärmer an Kohlensäure und reicher an Sauerstoff, weil durch die zuckerbereitende Thätigkeit in den Chlorophyllorganen viel mehr Kohlensäure zersetzt, als in der Athmung producirt wird. Die Einfuhr muss unter allen Umständen den Consum der Nahrung durch die Athmung überwiegen, wenn die Masse der wachsenden grünen Pflanze zunehmen soll, die alle organische Nahrung im Chlorophyllapparat producirt. Auf diese so erzeugte Nahrung führt sich aber nicht nur alle Pflanzensubstanz, sondern auch Fleisch und Blut aller Thiere zurück, da im stetigen Kreislauf des

Naturhaushaltes immer wieder aus den endlichen Zerstörungsproducten, aus Kohlensäure und Wasser, mit Hilfe der Energie der Sonnenstrahlen im Chlorophyllapparat organische Substanz synthetisch aufgebaut wird.

Jedenfalls kann es nicht im geringsten zweifelhaft sein, dass die photosynthetische Production im Chlorophyllapparat nur die Nahrung schafft, die, woher sie auch stammen mag, in gleichem Sinne in grünen und nicht grünen Pflanzen, sowie in Thieren das Material für den Aufbau und die Energie für den Betrieb zu liefern hat. Das Uebersehen dieser principiellen Uebereinstimmung kennzeichnet zugleich ein gänzliches Verkennen des Wesens und der Bedeutung des betreibenden und aufbauenden Stoffwechsels, der auf den Umsatz chemischer Energie begründet ist. Die Pflanzen haben desshalb, ebenso wie die Thiere, einen erheblichen Theil, unter Umständen fast die gesammte Menge der gewonnenen Nahrung dem Gewinn von Betriebsenergie zu opfern. Auf gleiches Körpergewicht bezogen, ist in der That die Athmungsthätigkeit von vegetabilischen Organismen, obgleich in diesen nicht für Wärmeregulation zu sorgen ist, oft viel ansehnlicher als im Menschen (§ 95). Schon die doch selbstverständliche Berücksichtigung der so überaus zahlreichen chlorophyllfreien Pflanzen hätte verhüten können, den Pflanzen einen gerade entgegengesetzten Stoffwechsel wie den Thieren zuzuschreiben, ein Irrthum der gelegentlich immer noch proclamirt wird, der aber thatsächlich einen ebenso groben Fehler einschliesst wie die Verwechselung von Herkunft und Verwendung der Nahrung[1]).

Es kann nicht nachdrücklich genug betont werden, dass ebenso wenig in physiologischer, wie in morphologischer Hinsicht eine durchgreifende Grenze zwischen Pflanzen und Thieren besteht, die von gemeinschaftlichem Stamme ausstrahlende Entwickelungsreihen sind, welche in der fortschreitenden Ausbildung und Anpassung für bestimmte Ziele und Zwecke natürlich und in bekannter Weise heterogene Gestaltungen und physiologische Eigenschaften gewannen. Eine weitgehende Aehnlichkeit und Uebereinstimmung ist überhaupt nur (in morphologischer wie physiologischer Hinsicht) bei Vergleichung der einfacheren Lebewesen beider Reiche zu erwarten. Die Protoplaste aber sind, so lange sie den typischen Zellencharakter bewahren, ohnehin ähnlich zusammengesetzt, und zum Zwecke ihres Aufbaues müssen demgemäss ähnliche Stoffwechselproducte geschaffen werden. Das hindert aber nicht, dass ausserdem in Pflanzen wie in Thieren specifisch verschiedene Stoffe entstehen, gleichviel ob diese für bestimmte Ziele und Zwecke formirt werden oder als unvermeidliche Nebenproducte eines etwas anders gelenkten Stoffwechsels ihren Ursprung nehmen. Ein solches specifisches Product ist die Cellulose, die in ausgedehnter Weise als Hülle und als Stützgerüst im Pflanzenreich Verwendung findet, dagegen im Thierreiche so zurücktritt, dass sie früher sogar irriger Weise als ein unfehlbares Kennzeichen eines vegetabilischen Organismus angesehen wurde. Uebrigens bestehen hinsichtlich der Stoffwechselproducte zwischen gewissen Pflanzen und Thieren keine grösseren Unterschiede, als zwischen einzelnen Arten von Bacterien, Pilzen und anderen Pflanzen. Ohnehin dürfte der Stoffumsatz der niedersten Thiere, über den fast nichts bekannt ist, sich vollständig dem vegetabilischen

1) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 202.

Stoffwechsel anschliessen und mehr und mehr werden selbst die als specifisch animalisch angesehenen Stoffwechselproducte der höheren Thiere gelegentlich auch in Pflanzen entdeckt. Vermuthlich werden auch manche der niedersten Thiere Proteinstoffe synthetisch aufbauen, doch fehlt es auch nicht an Pflanzen, welche die Eiweissstoffe nicht zu formiren vermögen und desshalb ebenfalls die von anderen Pflanzen gebildeten Eiweissstoffe als Nahrung beziehen müssen. Die irgendwie gewonnenen Eiweissstoffe verfallen aber auch im Stoffwechsel der Pflanzen weiterer Verarbeitung und mit geeigneter Darbietung der Nahrung lässt sich erreichen, dass z. B. ein Pilz nur unter weitestgehender Zertrümmerung der Eiweissstoffe die Bedingungen für sein Gedeihen findet. (Vgl. § 77, 80, 64, 68.)

Vermöge der besonderen Anpassung und Ausbildung sind die meisten Pflanzen an die Scholle gebannt und nicht befähigt, wie das zumeist frei bewegliche Thier der Beute nachzujagen. Indess giebt es in dieser Hinsicht Bindeglieder bei den niederen Organismen und zudem dreht es sich stets nur um die Erreichung und Gewinnung der Nahrung. Ein Unterschied im Wesen des betreibenden und bauenden Stoffwechsels wird auch nicht damit begründet, dass Thiere feste Stoffe verschlingen, Pflanzen aber im allgemeinen nur gelöste Körper aufnehmen. Denn bei der Verdauung im Magen handelt es sich im wesentlichen darum, gelöste und in das Innere der verarbeitenden Organe aufnehmbare Stoffe zu schaffen. Eine solche vorbereitende Action üben aber auch vielfach Pilze und andere Pflanzen aus, indem sie durch die Secretion von Enzymen u. s. w. extracellular Stoffe in analogem Sinne in eine aufnehmbare Form überführen, wie es in dem einem besonderen Zwecke angepassten und nicht allen Thieren zukommenden Magen geschieht. Uebrigens liegen in der Kanne von Nepenthes und im Blatte von Dionaea sogar Organe vor, die speciell dem Fange und der Verdauung von Insecten u. s. w. gewidmet sind. Natürlich verbleiben bei solcher Verdauung unverdauliche Reste, die in Folge der Aufnahme fester Partikel auch aus dem Plasmodium der Myxomyceten ausgestossen werden (§ 19). Da aber die Pflanze der Regel nach nur gelöste und verarbeitbare Stoffe aufnimmt, so fällt diejenige Ausscheidung von Excrementen hinweg, durch welche die in den thierischen Magen eingeführten unverwendbaren Reste entfernt werden müssen. Freilich sind auch die dauernd entstehenden Endproducte des Stoffwechsels nothwendig aus den rings geschlossenen Zellen zu beseitigen, und um das zu ermöglichen ist es geradezu nothwendig, dass nur solche Endproducte entstehen, die ihren Weg in die umgebende Luft oder in das umgebende Wasser finden.

Wie in anderen Functionen, tritt auch bezüglich der Ernährung in gegliederten Pflanzen eine mehr oder weniger weitgehende Arbeitstheilung auf. Es ist dieses schon dadurch geboten, dass bei Landpflanzen nur die in dem festen Substrat befindlichen Theile die Aufnahme derjenigen Stoffe vermitteln, die aus dem Boden zu beziehen sind und dass nur die chlorophyllführenden Pflanzentheile zur Production organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser befähigt sind (§ 25—27).

Zur Erreichung der Nahrung ist immer eine gewisse Arbeitsleistung nöthig, auch dann, wenn die Nahrung nicht im Laufe oder Sprunge erjagt wird. Denn schon die Ausbildung der die Nahrung aufnehmenden oder producirenden Organe, die Ausbreitung im Boden u. s. w. fordert unter allen Umständen einen entsprechenden Energieaufwand. Eines solchen bedarf es nicht minder, um

Enzyme herzustellen, und gar oft wird in der Pflanze eine grosse Menge der eingeführten Nahrung geopfert, um mit Hilfe chemischer Energie die nothwendigen Nährstoffe zu erzeugen.

Im Aufbau und Betrieb handelt es sich stets um Kohlenstoffverbindungen. Geeignete organische Nahrung muss desshalb in erster Linie und in überwiegender Menge zur Verfügung stehen. Indess sind neben Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff geringere Mengen von Kalium, Magnesium, Phosphor, Schwefel, Eisen und, abgesehen von Pilzen und einigen Algen, auch von Calcium nothwendig, also von Elementen, die beim Verbrennen zurückbleiben. Asche hinterlassen desshalb nicht nur ein Stück Holz, sondern ebenso gut eine jede Zelle, ein jedes Stückchen Protoplasma, und nie fehlen darin die als nöthig bezeichneten Elementarstoffe, neben denen aber durchgehends Silicium, Natrium, überhaupt manche andere Elemente vorhanden sind, welche die Pflanze zwar entbehren kann, die aber da, wo sie geboten sind, zuweilen sogar in erheblicher Menge aufgenommen werden. Die Aufnahme beschränkt sich, auch in Hinsicht auf die nothwendigen Stoffe, häufig nicht auf das unerlässliche Minimum und so kommt es, dass die Aschenmenge vereinzelt mehr als 20 Proc. der Trockensubstanz ausmacht, während 2—4 Proc. ausreichen, um die nöthigen Elemente in genügender Menge zu bieten. Bedarf es von einzelnenen Stoffen, wie von Eisen, Schwefel, nur sehr kleiner Quantitäten, so ist mit der Nothwendigkeit doch angezeigt, dass sofern diese geringe Menge nicht zur Verfügung steht, das lebendige Getriebe im Organismus sich nicht erhalten kann, sowie auch die Uhr zum Stillstand kommt, sobald nur das kleinste Rädchen fehlt, dessen Mitwirkung für die Thätigkeit unentbehrlich ist.

Das Vorkommen in der Asche giebt natürlich keinen Aufschluss darüber, in welchen Verbindungen sich die Elemente im lebenden Organismus befinden. Soviel ist indess gewiss, dass auch die Aschenbestandtheile, ebenso der Stickstoff nur im Zusammenwirken und in der Vereinigung mit organischen Körpern ihre Bedeutung für den Organismus erlangen. In der That gehört Schwefel zum molecularen Aufbau der Eiweissstoffe, unter denen sich ferner ausgezeichnete Phosphorverbindungen finden. So gut wie aber in einer Pflanze erhebliche Mengen von Salpetersäure oder Ammoniak vorkommen, ist oft auch nur ein Theil der Aschenbestandtheile in Form organischer Verbindungen vorhanden und nicht in jedem organischen Körperbestandtheil sind Stickstoff oder die genannten Aschenbestandtheile gebunden. Wo dieses aber zutrifft, da können in der Zertrümmerung im Stoffwechsel nicht nur der Kohlenstoff, sondern auch der Stickstoff und die Aschenbestandtheile wiederum als anorganische Verbindungen abgespalten werden.

Natürlich muss die Physiologie darnach streben, alle die Schicksale zu erhellen, die ein aufgenommenes Stofftheilchen im Dienste der Pflanze zu durchlaufen hat. Zunächst bleibt es aber doch eine fundamentale Aufgabe, empirisch zu ermitteln, welche Elemente für die Pflanze nothwendig und welche Verbindungsformen für die Ernährung geeignet sind. In diesem Sinne sind wir berechtigt, die Aschenbestandtheile gesondert zu besprechen, die von den meisten Pflanzen in anorganischer Verbindung bezogen werden oder doch bezogen werden können, also erst im Stoffwechsel in organische Verbindungen übergeführt werden. Das Gleiche gilt für den Stickstoff, der, wie die Aschenbestandtheile auch in

organischer Verbindung von der Pflanze aufgenommen und verarbeitet werden kann.

Am besten lehren die verschiedenen ernährenden und nicht ernährenden Kohlenstoffverbindungen, dass nicht jede beliebige moleculare Verkettung eines Elementes für die Verarbeitung im Organismus geeignet ist. Zumeist werden die Aschenbestandtheile in einer höchsten Oxydationsstufe aufgenommen und schon dieserhalb muss die Energie für den Betrieb sowie für die Assimilirung der Aschenbestandtheile aus den organischen Kohlenstoffverbindungen stammen, gleichviel ob diese Energie in einer intramolecularen Umlagerung oder, bei Aeroben, durch den Athmungsprocess, also durch den directen Eingriff des molecularen Sauerstoffs in den Stoffwechsel des Organismus gewonnen wird. Indess ist der Gewinn von Betriebsenergie nicht ausschliesslich auf Kohlenstoffverbindungen angewiesen. Denn in den Nitrat- und Nitritbacterien wird durch Oxydation von salpetriger Säure, bezw. von Ammoniak, sogar die Energie für die Assimilirung von Kohlensäure gewonnen, und in gewissen Bacterien dient vielleicht die Oxydation von Schwefel oder Schwefelwasserstoff den gleichen Zwecken.

In jedem Falle ist eine genaue Feststellung der oft vielseitigen Rolle und Bedeutung eines Elementes im Stoffwechsel der Pflanze eine schwierige Aufgabe, ja es ist nicht einmal immer leicht zu sagen, in wie weit ein Körper als Nährstoff anzusehen ist. Betrachtet man als solchen einen jeden Körper, der in der Pflanze eine nutzbare Verwendung findet, so muss man auch das an sich entbehrliche Silicium oder Natrium in Frage ziehen, da diese Körper sicherlich von irgend einem Nutzen in der Pflanze sind. In dieser Rücksichtnahme ist erlaubt von entbehrlichen Nährstoffen zu reden und zu diesen kann sogar bedingungsweise eine solche Kohlenstoffverbindung gerechnet werden, die unter normalen Verhältnissen intact bleibt, bei Mangel einer besseren Nahrung aber dem Stoffwechsel zur Beute fällt. In diesem und ähnlichem Sinne können sich auch Nährstoffe vertreten, doch ist mit der Nothwendigkeit eines Elementarstoffes natürlich ausgesprochen, dass ohne das nöthige Minimum von diesem Elemente die Pflanze nicht zu bestehen vermag.

§ 51. Ausblick auf den Kreislauf der Nährstoffe.

Alles Lebendige erhält sich nur in stetigem Wechsel und mit dem Werden, Bestehen und Vergehen der Organismen ist unablässig ein grossartiger Kreislauf des Stoffes verknüpft. Schon das thätige Leben fordert zum Betriebe dauernde Zerstörung der Nahrung und zu diesem Zwecke werden in vegetabilischen und animalischen Organismen alltäglich gewaltige Massen von organischer Nahrung unter Bildung von Kohlensäure zertrümmert. Nach dem Tode helfen ferner lebendige Wesen unter Befriedigung ihres eigenen Bedürfnisses an der Fortführung des Zerstörungswerkes, und gerade winzige Lebewesen, wie die Bacterien, sind dazu berufen, in der Verwesung und in der Fäulniss vermöge ihrer schnellen Vermehrung und ihres überaus intensiven Stoffumsatzes eine hervorragende Rolle zu spielen. An dem Zerstörungswerke sind natürlich auch anderweitige Umsetzungen in todten Massen, Oxydationen u. s. w.

dauernd betheiligt, und wenn die Leistung dieser und ebenso der vitalen Processe für den Augenblick oft sehr gering erscheint, so wird doch durch die Continuität des Schaffens und Wirkens im Laufe eines Jahres mehr geleistet, als durch locale und stürmische Zertrümmerungen, die uns z. B. in auffälliger Weise entgegentreten, wenn ein Wald in Flammen aufgeht. Wie bei totaler Verbrennung sind aber auch bei langsamem und continuirlichem Wirken Kohlensäure, Wasser sowie anorganische Verbindungen des Stickstoffs und der Aschenbestandtheile, wenn auch oft erst nach langer Zeit und nach wechselvollem Schicksale die Endproducte der Zerstörung.

Eine Regeneration aus den endlichen Zersetzungsproducten ist also eine unbedingte Nothwendigkeit, denn ohne eine solche würde der Vorrath des Organischen auf unserem Planeten mehr und mehr abnehmen und endlich die Existenz von lebendigen Wesen unmöglich werden. Mit dieser Regeneration sind aber die grünen Pflanzen betraut, in deren Chlorophyllorganen, unter Betrieb durch die Energie der Sonnenstrahlen, aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz neu geschaffen wird. Da für diese Wiederbildung des Organischen in der Natur (abgesehen von den Purpurbacterien) nur die chlorophyllführenden Pflanzen in Betracht kommen, so entstammt aus deren Thätigkeit auch alles Fleisch und Blut der animalischen Wesen, gleichviel ob das Thier sich direct von Pflanzen nährt, oder ob einem Fleischfresser ein anderes Thier zur Nahrung dient. Der in chemische Energie umgesetzten Energie der Sonnenstrahlen entspringt also auch alle Betriebsenergie des Organismus und ebenso wird die in chemischer Form aufgespeicherte Sonnenenergie ausgenutzt, wenn durch das brennende Feuer das Zimmer erwärmt oder wenn die Dampfmaschine betrieben wird, die der Mensch in so mannigfacher Weise seinen Zwecken dienstbar macht. Mit dem Verbrennen, also bei der Wiedervereinigung mit dem Sauerstoff, wird eben diejenige Energie disponibel, die von den Sonnenstrahlen geliefert werden musste, um aus Kohlensäure und Wasser unter Freimachung von Sauerstoff organische Substanz zu formiren.

Zwar lässt sich dieser Energieumsatz, lässt sich die gewaltige Menge der alljährlich zerstörten und wiedergebildeten organischen Massen nicht exact controliren, indess beweist die Fortdauer des Lebens seit ungezählten Jahrtausenden, dass trotz aller localen und zeitweiligen Differenzen in Summa eine richtige und zureichende Bilanz herauskommt und herauskam. Denn bliebe etwa das Bilden dauernd auch nur ein wenig hinter dem Zerstören zurück, so hätte das mit der Zeit anschwellende Deficit unvermeidlich hervortreten und endlich das üppige Fortgedeihen von Organismen unmöglich machen müssen. Diese Schlussfolgerung ist unbedingt zwingend und viel beweisender, als alle directe Beobachtung, welche der Mensch in einem verhältnissmässig überaus kurzen Zeitraum anzustellen vermag. Indess lehren auch solche Erfahrungen, dass der mittlere Gehalt der Luft an Sauerstoff und Kohlensäure unverändert bleibt.

In diesem stetigen Bilden und Zerstören, das unablässig auf der ganzen Erde, auf dem festen Lande wie in Gewässern thätig ist, handelt es sich im Laufe eines Jahres um ganz gewaltige Werthe. Allein durch die Athmungsthätigkeit der Menschen werden täglich gegen 1200 Mill. kg Kohlensäure erzeugt, da im Athmungsprocess des einzelnen Menschen in 24 Stunden etwa 800—900 g Kohlensäure entstehen, und man die gesammte Bevölkerung unserer Erde auf

1500 Mill. Köpfe schätzt. Die Gesammtzahl der übrigen animalischen Wesen zerstört aber ohne Frage weit mehr organische Substanz, und dasselbe gilt für das unzählige Heer vegetabilischer Individuen, deren Lebensbetrieb ebenfalls auf die Zertrümmerung organischer Substanz basirt ist. Der Mensch führt ferner durch Verbrennung der Kohlen, dieser Pflanzenreste, die seit uralter Zeit im Boden ruhen, der Luft grosse Mengen von Kohlensäure zu. Denn wenn man in den 460000 Mill. kg Kohlen, die im Jahre zur Förderung und zur Verbrennung kommen[1]), nur 75 Proc. Kohlenstoff annimmt, so würde das doch einer jährlichen Production von 1265000 kg Kohlensäure entsprechen.

In dem riesigen Luftmeere dürfte freilich, trotz eines mittleren Kohlensäuregehaltes von nur 0,03—0,04 Proc., ein Vorrath von 2000—3000 Bill. kg Kohlensäure vorhanden sein. Diesen Zahlen gegenüber ist indess die Gesammtmenge der alljährlich auf unserer Erde producirten Kohlensäure keine verschwindende Grösse und die dauernde Constanz des Kohlensäure- und Sauerstoffgehaltes ist nur durch einen regulatorischen Process zu erhalten, der eben mit der Kohlensäurezersetzung in grünen Pflanzen besorgt wird. Die Thatsache, dass alle organische Substanz dieser Quelle entstammt, ist das beste Zeugniss für die eminente Ausgiebigkeit der gesammten Kohlensäurezersetzung auf unserer Erde. In diesem Processe wird u. a. die Gesammtmenge der organischen Substanz geschaffen, die von einem Felde geerntet wird. In unserem Klima sind etwa 6700—7800 kg organische Trockensubstanz in der von 1 ha gewonnenen Erntemasse enthalten[2]). In der von allen Feldern und Wiesen des deutschen Reiches gelieferten Jahresernte mögen aber etwa 13600000 Mill Tonnen (à 1000 kg) Kohlenstoff enthalten sein, für deren Gewinn gegen 50000000 Mill. t Kohlensäure verarbeitet werden mussten. Nach den Berechnungen Ebermayer's[3]) hat ein Hectar Wald in unserem Klima jährlich etwa 11000 kg Kohlensäure für Holz und Blattbildung nöthig. Darnach werden von der gesammten Waldfläche Bayerns im Jahre ungefähr 29000 Mill. kg Kohlensäure fixirt und ungefähr 20000 Mill. kg Sauerstoff in Freiheit gesetzt. Um eine solche Kohlensäuremenge durch Athmen, Kochen und Heizen der Menschen zu liefern, wäre mindestens das Doppelte der gegenwärtigen Einwohnerzahl Bayern's nothwendig.

Noch gewaltiger ist, günstige Bedingungen vorausgesetzt, die Production in einem tropischen Klima, in dem aber zugleich durch Steigerung der auf die Zerstörung des Organischen hinarbeitenden Processe für eine gewisse Regulation gesorgt wird. Natürlich ist es für das Gesammtresultat ohne Bedeutung, dass an den einzelnen Punkten sich erhebliche Differenzen zwischen Bildung und Zerstörung des Organischen herausstellen. Jedenfalls ist es aber für die Ausgleichung im Kreislauf wichtig, dass gerade das am meisten in Frage kommende Element, d. i. der Kohlenstoff, ein gasförmiges Endproduct der Zerstörung liefert, das leicht und schnell in der bewegten Atmosphäre verbreitet wird, und ebenso ist die Flüchtigkeit des Wassers für den ausgleichenden Kreislauf auf unserem Planeten von höchster Bedeutung.

---

1) Credner, Elemente d. Geologie 1891, VII. Aufl., p. 464.
2) Ad. Mayer, Versuchsstat. 1892, Bd. 40, p. 205.
3) Ebermayer, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1883, Bd. 13, p. 303.

Auf die durch die Sonnenstrahlen producirte organische Substanz führt sich überhaupt alle Betriebsenergie und somit auch die Fähigkeit der Organismen zurück, die Aschenbestandtheile und die organischen Verbindungen des Stickstoffs zu assimiliren. Mit Hilfe dieser chemischen Betriebsenergie sind gewisse Organismen befähigt, sich auch den molecularen Stickstoff dienstbar zu machen, der andererseits bei der Zersetzung der Stickstoffverbindungen in geringer oder auch grösserer Menge gebildet wird. Damit wird natürlich für die Sicherung des ewigen Kreislaufes eine entsprechende Rückbildung von Stickstoffverbindungen zu einer eisernen Nothwendigkeit, eine Rückbildung, in der ausser bestimmten Organismen auch elektrische Entladungen betheiligt sind (§ 68). Der Inhalt an chemischer Energie in den Körpern, die durch Zerfall oder durch Reductionswirkung organischer Stoffe entstehen, mag es sich um Ammoniak, salpetrige Säure, Schwefelwasserstoff, Eisenoxydul u. s. w., oder um organische Verbindungen handeln, führt doch immer wieder auf die Arbeitsleistung der Sonnenstrahlen zurück. Aus dieser Quelle stammt also auch die Energie, die es einem Nitritbacterium ermöglicht, unter Oxydation von Ammoniak aus Kohlensäure organische Substanz aufzubauen[1]). Wenigstens gilt das, soweit es sich nicht etwa um das durch elektrische Entladungen formirte salpetrigsaure Ammon handelt. Wenn aber z. B. auf der sich allmählich abkühlenden Erde zunächst oxydable anorganische Körper in genügendem Maasse zur Verfügung standen, so war damit disponible Betriebsenergie geboten und es ist somit keineswegs nothwendig, dass die ersten Organismen mit dem Chlorophyllapparat ausgestattet waren (vgl. § 5).

Leben und Lebensthätigkeit ist aber nur ein Glied in dem Gesammtbetriebe und in dem ewigen Kreislauf auf unserem Planeten, zu dessen Verständniss ebenso die volle Beachtung des unablässigen Waltens und Schaffens in der unbelebten Natur nothwendig ist. Ein näheres Eingehen auf den Gesammtkreislauf auf unserem Planeten, auf die Betheiligung der tellurischen und kosmischen Verhältnisse gehört nicht mehr in unseren engeren physiologischen Rahmen, bei dessen Abgrenzung man indess nie vergessen sollte, dass bei der allseitigen Verkettung alles Getriebes in der Natur und im Weltenall eine weitere und freiere Umschau unvermeidlich über die Grenzen der nicht von der Natur, sondern von dem Menschen geschaffenen Disciplinen hinausführt.

In der belebten, wie in der unbelebten Natur ist natürlich nicht immer alles in Bewegung und Umtrieb begriffen. Schon in einer lebenden Eiche kann ein Kohlenstofftheilchen als fixer Bestandtheil der Zellhaut mehr als tausend Jahre ruhen und Millionen von Jahren mögen verstreichen, bevor ein Stückchen Steinkohle durch Umwandlung in Kohlensäure oder bis die in einer Felsmasse gebundene Kohlensäure von neuem mobilisirt wird. Analog können Atome von Sauerstoff, Stickstoff, Phosphorsäure und anderen Elementen dem Kreislauf für lange oder kurze Zeit entzogen sein, bis sie endlich aus dem Banne erlöst werden. Hierbei spielen bekanntlich eine hervorragende Rolle klimatische und überhaupt tellurische Factoren, die wiederum von kosmischen Verhältnissen, insbesondere von der Strahlung der Sonne abhängen. Durch diese wird auf unserem Planeten die Wärmevertheilung und alles damit Zusammenhängende bedingt, somit

1) Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 206.

eine allgemeinste Existenzbedingung für die Organismen geschaffen. Von diesen sind speciell die chlorophyllführenden dazu bestimmt, unter Ueberführung von strahlender in chemische Energie die Betriebskraft für alles Lebendige zu gewinnen und aufzuspeichern.

Wie aber überhaupt die grossartigsten Umgestaltungen auf unserem Planeten nicht durch stürmische Revolutionen, sondern durch langsames Wirken und Schaffen allmählich als eine Function der Zeit erreicht wurden und werden, so sind auch die hervorragendsten Leistungen der organischen Welt, ist also auch der Stoff- und Kraftwechsel in erster Linie auf beharrliches und dauerndes Nagen und Walten begründet. Schon die Entwickelung des Organismus ist das Resultat eines stetigen Arbeitens und Gestaltens und nur durch continuirliches Wirken vermögen die winzigen Bacterien, gerade vermöge ihrer Kleinheit, im Laufe eines Jahres eine so gewaltige Zersetzungsarbeit zu vollbringen. Unabsehbar langer Zeit bedurfte es ferner, um in grünen Pflanzen die grossen Mengen organischer Substanz zu produciren, aus deren Zersetzung allmählich die gewaltige Masse eines grossen Steinkohlenlagers hervorging.

In dem gesammten Kreislauf sind, wie schon betont, auch die Umsetzungen und Veränderugen in todten Massen von hervorragender Bedeutung. So wird der in der Kohle deponirte Kohlenstoff den Organismen erst zugänglich, wenn er durch anderweite Processe zu Kohlensäure oxydirt ist, mag dieses nun durch stürmische Verbrennung oder durch langsame Oxydationen erreicht werden, welche letztere sich z. B. unter Mitwirkung von Eisenoxyd in der Natur abspielen. Solche und ähnliche Vorgänge zerstören auch fortwärend organische Substanz und haben offenbar zugleich die Aufgabe, auch die dem Organismus nicht zugänglichen Stoffwechselproducte, wie Kohlenoxyd, Kohlenwasserstoffe u. s. w. in assimilirbare Verbindungen zu verwandeln.

Ferner wird in erster Linie durch mechanische und chemische Kräfte die Zertrümmerung und Verwitterung der Felsmassen besorgt. Doch wirken hierbei die Organismen mit und sie allein schaffen die organischen Massen, durch deren Beimengung der für die Vegetation so überaus bedeutungsvolle Humusboden entsteht (§ 28). Bei der Verwitterung von Silicatgesteinen u. s. w. wird sehr gewöhnlich Kohlensäure gebunden und vorläufig festgelegt. Da aber umgekehrt in der Hitze die Kohlensäure durch die Kieselsäure ausgetrieben wird, da ferner vor dem Erkalten unserer Erde die in den Steinkohlen deponirten Massen sich voraussichtlich als Kohlensäure in der Atmosphäre befanden, so dürften die zuerst auftretenden Organismen wohl einen grösseren Reichthum an Kohlensäure und somit etwas andere Bedingungen vorgefunden haben (§ 57). Für das Aufschliessen von Felsen, also für den ganzen Kreislauf auf unserer Erde ist aber dieser Widerstreit zwischen Kohlensäure und Kieselsäure von hoher Bedeutung, da er dazu führt, dass je nach Umständen der eine oder andere der beiden überall vertretenen Körper als Sieger hervorgeht.

Die allgemeinen physikalischen Mittel, also nicht speciell die lebendige Thätigkeit, haben ferner für die Vertheilung und Verbreitung der beweglichen Stoffe, für die Ausgleichung von Differenzen zu sorgen. In der Erreichung dieses Zieles ist es, wie schon hervorgehoben wurde, sehr wichtig, dass gerade Kohlensäure und Sauerstoff als gasförmige Körper leicht und schnell durch die Atmosphäre verbreitet und demgemäss überall den Organismen in genügender Menge zuge-

führt werden. Dagegen vermag das Wasser, wie jeder Versuch mit Sand lehrt, die nicht flüchtigen Stoffe auszuwaschen und unwiederbringlich zu entführen. Es ist desshalb sehr wichtig, dass einem solchen Auslaugen durch die absorbirenden Eigenschaften des Humusbodens thunlichst vorgebeugt ist (§ 28). In Verband mit dieser fixirenden Eigenschaft genügt da, wo die Hauptmasse der Vegetationsdecke an Ort und Stelle abstirbt und verwest, der durch Bodenwasser, Verwitterung, durch Staub und Regen erzielte Nachschub, um das unvermeidliche kleine Deficit an Aschenbestandtheilen und Stickstoffverbindungen zu ersetzen und so die Bedingungen für die Fortdauer einer zureichenden Ernährung zu erhalten. Dagegen tritt bekanntlich Mangel ein, wenn der Mensch alljährlich mit der Ernte dem Felde grosse Mengen von Aschenbestandttheilen und Stickstoffverbindungen raubt, ohne einen entsprechenden Ersatz durch Düngung zu leisten.

Durch Verwitterung einer endlichen Felsmasse kann zwar sehr, sehr lange Zeit, jedoch nicht unbegrenzt der Ersatz von Aschenbestandtheilen bewirkt werden, die dauernd in gewisser Menge durch die Flüsse dem Meere zugeführt werden. Eine zureichende Ausgleichung wird vielleicht schon durch die sich in sehr langen Zeitabschnitten vollziehenden Niveauverschiebungen erreicht, in denen Continente versanken und versinken, während andere sich aus dem Meere erhoben und erheben. Für den Stickstoff freilich ist durch Uebergang in flüchtige Verbindungen, etwa in Ammoniak, eine Rückkehr zu dem festen Lande denkbar. Allerdings lässt sich zur Zeit nicht übersehen, ob in der Unterhaltung des Kreislaufes ein solcher Vorgang oder vielleicht gar die Erzeugung des gasförmigen freien Stickstoffs eine bemerkenswerthe Rolle spielt. Ohnehin fehlt uns eine genügende Einsicht in das Leben und die besonderen Lebensbedingungen in grosser Tiefe[1]. So wissen wir nicht, ob in der Tiefe nur das von der Oberfläche aus zugeführte organische Material zur Verfügung steht, oder ob vielleicht in ausgedehnter Weise mittelst chemischer Energie oder durch andere Energiemittel organische Substanz in bestimmten Organismen erzeugt wird und ob in der Tiefe vielleicht Organismen leben, die mit Hilfe chemischer Energie freien Sauerstoff erzeugen.

Trotz aller localen Verschiedenheiten und Verschiebungen wird aber doch im gegenwärtigen Gleichgewichtszustand alljährlich ungefähr dieselbe Menge Substanz im Dienste der Organismen in den Kreislauf gerissen und ebenso wird sich die Gesammtmenge der lebendigen Substanz auf unserer Erde annähernd constant erhalten (§ 5). Diese Verhältnisse müssen sich naturgemäss mit der Veränderung der Bedingungen verschieben, und lebende Wesen, wie sie heute den Erdball bevölkern, konnten nicht existiren, bevor sich die Erdrinde genugsam abgekühlt hatte.

---

1) Ueber die Tiefe, bis zu welcher Bacterien gefunden wurden, siehe Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, p. 108. (C. Schröter, Vegetation des Bodensees 1896, p. 16.)

Abschnitt II.
Die Production organischer Substanz durch Assimilation von Kohlensäure.

A. Photosynthetische Assimilation.

§ 52. Allgemeines.

In Folgendem soll nunmehr auf die photosynthetische Production organischer Substanz näher eingegangen werden, deren hohe Bedeutung für die Ernährung der Pflanze und für den gesammten Naturhaushalt schon in den §§ 50 und 51 geschildert wurde. Bei dieser Gelegenheit ist bereits hervorgehoben, dass speciell die chlorophyllführenden Pflanzen und Pflanzentheile die Fähigkeit besitzen, mit Hilfe der Energie des zustrahlenden Lichtes organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser unter Freimachung von Sauerstoff zu produciren. Für die richtige Interpretation dieser Operationen ist es aber sehr wichtig, dass nach Engelmann[1]) eine analoge photosynthetische Production auch den chlorophyllfreien Purpurbacterien zukommt, deren schwächere Assimilationsthätigkeit freilich für den gesammten Kreislauf im Naturhaushalt weniger in das Gewicht zu fallen scheint.

Eben desshalb weil die chlorophyllführenden Pflanzen die nöthige organische Nahrung aus Kohlensäure und Wasser gewinnen, vermögen sie in ausgeglühtem Sande und in Wasser zu gedeihen, vorausgesetzt, dass der Nährboden in einer geeigneten anorganischen Verbindung diejenigen Elemente darbietet, die ausser C, H und O nothwendig sind. Mais, Gerste, Buchweizen, Bohne, überhaupt sehr viele Pflanzen kommen vortrefflich unter solchen Culturbedingungen fort, in welchen die gesammte verbrennliche Substanz, die schliesslich das Samengewicht oft um das mehrhundertfache übertrifft, durch die photosynthetische Assimilation der Kohlensäure gewonnen wird. Auf diese Quelle führt auch die gesammte organische Masse zurück, die mit einer Ernte dem Felde, mit dem Baume dem Walde entnommen wird, da durch diese Pflanzen dem Humusboden organische Nahrung nicht entzogen wird (§ 50, 51 u. 64). Diese Pflanzen erzeugen vielmehr durch ihre Assimilationsthätigkeit noch weit mehr organische Substanz, als wir ernten, da ein grosser Theil der producirten Masse in dem Athmungsprocess wieder zertrümmert wird und ausserdem durch Abstossen von Blättern und anderen Theilen verloren geht.

Da diese Production organischer Substanz in dem Chlorophyllapparat durch die Energie der Lichtstrahlen betrieben wird, so kommt die Kohlensäurezersetzung mit der Entziehung des Lichtes sogleich zum Stillstand. Demgemäss haben auch nur die dem Lichte zugänglichen Chlorophyllorgane Bedeutung und es ist allgemein bekannt, dass diese Organe nur in den oberirdischen Theilen, so speciell in den Blättern untergebracht sind. Damit aber die zweckentsprechend

---

1) Engelmann, Bot. Zeitg. 1888, p. 661.

untergebrachten Organe im Lichte vollwerthig functioniren, muss nothwendig das zu verarbeitende Rohmaterial, die Kohlensäure, in genügender Menge zur Verfügung stehen. Um das zu erreichen, muss für gute Aufnahme um so mehr gesorgt sein, als die Kohlensäure so überaus dünn in der Luft gesäet ist, aus welcher die Landpflanzen fast die gesammte, mit der Zeit sehr grosse Menge entnehmen, während die submersen Pflanzen aus dem umgebenden Wasser schöpfen, in welchem indess die Kohlensäure zumeist auch nur in grosser Verdünnung dargeboten ist.

In einer abgesperrten Luftmenge ist natürlich die Thätigkeit der zur Assimilation befähigten Chlorophyllorgane auf die Verarbeitung der geringen Menge der gebotenen Kohlensäure eingeschränkt. Ganz zum Stillstand kommt dabei die Assimilation nicht, da im Athmungsprocess fortwährend Kohlensäure entsteht, die in Folge der nächtlichen Anhäufung mit dem Beginn des Tages jedes Mal für einige Zeit eine etwas ausgiebigere Chlorophyllthätigkeit ermöglicht. Wird aber die exhalirte Kohlensäure durch Kalilauge dauernd absorbirt und nur kohlensäurefreie Luft zugeführt, so nimmt die Trockensubstanz, ebenso wie bei Cultur im Dunklen dauernd ab.

Da die Athmung für die Realisirung der Thätigkeit unerlässlich ist, so muss dieselbe ununterbrochen in allen Zellen thätig sein und die Fortdauer von Protoplasmaströmung, Wachsthum u. s. w. in beleuchteten grünen Zellen beweist direct, dass die Athmung auch während der Kohlensäureassimilation nicht zum Stillstand kommt. In der That produciren chlorophyllfreie und chlorophyllführende Zellen im Licht und im Dunklen ununterbrochen Kohlensäure (Kap. IX). Bei Beleuchtung gesellt sich in den chlorophyllführenden Pflanzen zu der Athmung die auf ganz andere Ziele berechnete und auf die Chlorophyllkörper beschränkte Kohlensäurezersetzung und es ist selbstverständlich, dass in der Zusammensetzung der umgebenden Luft nur die Resultante aus beiden Processen gemessen wird. Naturgemäss wird aber in den Pflanzen, die ihre organische Nahrung selbt produciren, bei guter Beleuchtung in den grünen Zellen mehr Kohlensäure zersetzt, als durch die Athmungsthätigkeit aller Zellen gebildet, und dementsprechend steigt der Gehalt an Sauerstoff in der umgebenden Luft. In der Dunkelheit kommt auch in grünen Pflanzen der Athmungsgaswechsel ungetrübt zum Ausdruck, doch muss es stets möglich sein, durch schwache Beleuchtung die Kohlensäureassimilation derart zu reguliren, dass die Zusammensetzung der umgebenden Luft keine Veränderung erfährt.

Nach dem bereits Gesagten und in sachgemässer Erwägung kann kein Zweifel bestehen, dass die Kohlensäureassimilation nur die Aufgabe hat, in besonderer Weise, in eigener Fabrik, die organische Nahrung zu gewinnen, die für den betreibenden und bauenden Stoffwechsel ganz dieselbe Bedeutung hat, wie die von aussen bezogene organische Nahrung. Wie diese von den Aufnahmeorten, so ist die assimilirte Nahrung von den Productionsstätten, von den Chlorophyllkörnern aus nach allen consumirenden Theilen der Pflanze zu befördern. Demgemäss sieht man die Stärke, welche sich in Folge reichlicher Assimilation in den Chlorophyllkörpern vieler Pflanzen anhäuft, bei Hemmung oder Schwächung der Kohlensäurezersetzung wieder schwinden. Wird dadurch die Stärke in unzweifelhafter Weise als ein Product der Kohlensäureassimilation charakterisirt, so bleibt damit völlig unbestimmt, welche Umsetzungen und

welche Producte der Formation von Stärke vorausgingen (§ 54). Thatsächlich ist noch nicht eine nähere Einsicht in den Process der Kohlensäureassimilation gewonnen, der vielleicht nicht immer in genau derselben Weise verläuft und möglicher Weise sich in den Purpurbacterien anders abwickelt, als in den chlorophyllführenden Pflanzen (vgl. § 61).

In jedem Falle ist die Kohlensäureassimilation eine Function des lebendigen Organismus, in welchem (abgesehen von den Purpurbacterien) die Chlorophyllkörper (Chloroplasten) die mit der Assimilation betrauten Organe sind, die natürlich nur dann arbeiten, wenn alle zur Thätigkeit nothwendigen Theile vorhanden sind und in richtiger Weise zusammengreifen. Soweit bis dahin bekannt, gehört zu diesen nothwendigen Theilen das durch seine Farbe auffallende Chlorophyll, und in den im Dunklen farblos ausgebildeten Chloroplasten wird demgemäss nach dem Belichten die Kohlensäureassimilation erst mit dem Ergrünen aufgenommen[1]). Das durch seine Farbe auffallende chemische Individuum Chlorophyll spielt also in dem Assimilationsprocess eine wichtige Rolle, die natürlich nur im Zusammenwirken mit den übrigen nothwendigen Theilen des lebendigen Chloroplasten in Betracht kommt. Isolirt[2]) ist das Chlorophyll ebenso wirkungslos, wie als Bestandtheil eines durch Hitze getödteten Chloroplasten. Doch ist es auch möglich, durch verschiedene Eingriffe die assimilatorische Fähigkeit des Chlorophyllkörpers ohne eine merkliche Aenderung in Gestalt und Färbung für kürzere oder längere Zeit aufzuheben (§ 58). Daraus geht klar genug hervor, dass keineswegs eine Assimilationsthätigkeit durch Vertheilung von Chlorophyll in einer beliebigen lebendigen Plasmasubstanz erreicht wird, sondern dass naturgemäss die assimilatorische Befähigung ebenso von den Eigenschaften und den jeweiligen Constellationen in dem Ganzen und in der lebendigen Substanz insbesondere abhängt. Es kann also nicht überraschen, wenn vielleicht fernerhin normal gestaltete, aber nicht zur Kohlensäureassimilation befähigte Chloroplasten gefunden werden und in jedem Falle ist die Leistungsfähigkeit eines Chloroplasten nicht allein von der vorhandenen Chlorophyllmenge abhängig.

Die Gegenwart anderer Farbstoffe in den Chlorophyllkörpern, die bekanntlich in gewissen Pflanzen roth, braun u. s. w. gefärbt sind (§ 53), hindert nicht

---

1) Vgl. z. B. Boussingault, Annal. d. scienc. naturell. 1864, V. sér., Bd. 1, p. 315 u. ebenda 1869, V. sér., Bd. 10, p. 337; Engelmann, Bot. Ztg. 1881, p. 445 und 1887, p. 419. Allerdings fand Engelmann mit Hülfe der Bacterienmethode auch in einzelnen im Dunkeln erzogenen Keimpflanzen (Bot. Ztg. 1881, p. 445) und in anscheinend chlorophyllfreien Chromatophoren eine schwache Sauerstoffproduction. Wenn es auch wohl möglich ist, dass hier in der That eine Assimilationsthätigkeit ohne Chlorophyllgehalt vorliegt, so wird doch erst zu entscheiden sein, ob nicht etwa kleine Mengen von Chlorophyll vorhanden waren, die möglicher Weise durch irgend eine Verbindung mit anderen Körpern schwer nachweislich sind. Thatsächlich bilden manche Pflanzen im Dunkeln reichlich Chlorophyll aus. Andererseits ist nicht zu vergessen, dass die potentielle Activität vielfach unter abnormen Verhältnissen unterdrückt wird (§ 58), dass also möglicher Weise dieserhalb etiolirte Pflanzen inactiv erscheinen. Jedenfalls ist es möglich, dass thatsächlich Kohlensäureassimilation ohne Chlorophyll vorkommt. (Ewart, Journal of Linnean Soc. 1897, Bd. 31, p. 573.)

2) Die gegentheiligen Angaben von Regnard (Compt. rend. 1885, Bd. 101, p. 1293) beruhen auf Irrthum. Vgl. Jodin (ebenda 1886, Bd. 102, p. 264); Pringsheim (Bericht d. Bot. Gesellsch. 1886, p. LXXXVI); Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 742.

die Kohlensäurezersetzung, kann aber für die Ausnutzung von bestimmten Lichtstrahlen bedeutungsvoll sein (§ 60). Desshalb vermögen aber diese Farbstoffe für sich allein in Verband mit dem Plasma der Chromatophoren keine Kohlensäureassimilationen zu erzielen, die ebensowohl den chlorophyllfreien, gelb, roth oder anders gefärbten Chromatophoren, als auch den chlorophyllfreien Leucoplasten abgeht. Wir können und dürfen aber nur nach den empirischen Erfahrungen urtheilen und in den Purpurbacterien wird thatsächlich ohne Mithilfe von Chlorophyll Assimilation ausgeführt, die wiederum anderen farbigen Bacterien nicht zukommt. Uebrigens ist es nicht unmöglich, dass auch bestimmte farblose Organismen im Lichte Kohlensäure assimiliren und Assimilation auf chemosynthetischem Wege ist in der That für gewisse farblose Bacterien bekannt (§ 50 u. 63).

Bis dahin ist für keinen chlorophyllführenden Chromatophor eine völlige Unfähigkeit zur Assimilation nachgewiesen. In der That kommt diese Fähigkeit auch solchen Chloroplasten zu, die Dehnecke[1]) wegen mangelnder Stärkebildung als inactiv ansprach. Auch die Chloroplasten von Euphrasia officinalis assimiliren (nach Beobachtungen im Leipziger Institut) recht kräftig, werden aber durch äussere Eingriffe ziemlich leicht inactiv (§ 58) und solcher temporärer Inactivirung ist es offenbar zuzuschreiben, dass die genannte Pflanze in Versuchen Bonnier's[2]) keinen Sauerstoff producirte. Auch andere chlorophyllreiche Parasiten, wie die Mistel[3]), zersetzen Kohlensäure und von dieser wird selbst in den sehr chlorophyllarmen Chromatophoren der Neottia nidus avis soviel verarbeitet, dass bei sehr guter Beleuchtung etwas mehr Sauerstoff durch die Assimilation producirt, als durch die Athmung consumirt wird[4]). Ferner ist die lebhafte Kohlensäureassimilation durch rothe, braune u. s. w. Algen schon lange bekannt[5]). Weiter hat sich für niedere Thiere, soweit dieselben untersucht wurden, bei Gegenwart von Chlorophyll immer Kohlensäureassimilation ergeben, und es ist desshalb nicht geboten zu discutiren, in wie weit dieser Chlorophyllgehalt von einer symbiotischen Verkettung mit Algen oder von eigenen Chloroplasten herrührt[6]).

Abgesehen von den Purpurbacterien ist also nach den derzeitigen Erfahrungen die photosynthetische Kohlensäureassimilation an die Gegenwart des Chlorophylls gekettet und demgemäss produciren, wie der Hauptsache nach schon Senebier und Saussure constatirten, alle chlorophyllfreien Pflanzen und Pflanzentheile am Licht ungefähr gleich viel Kohlensäure wie im Dunklen (§ 104). Es gilt dieses ebenso für Pilze und Wurzeln, als auch für Pflanzentheile, in welchen die Bildung des Chlorophylls durch Entziehung von Licht oder von

1) Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. Bonn 1880, p. 45.

2) Bonnier, Compt. rend. 1891, Bd. 113, p. 1074. Vgl. Ewart, Journal of Linnean Soc. 1896, Bd. 31, p. 446.

3) Luck, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 78, p. 85.

4) Drude, Biolog. v. Monotropa u. Neottia 1873, p. 18. Vgl. Wiesner, Flora 1874, p. 73.

5) Poiret, nach de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. v. Röper, Bd. II, p. 703; Daubeny, Philosoph. transactions 1836, Th. I, p. 153.

6) Vgl. z. B. Bütschli, Protozoen 1887—89, Bd. III, p. 1473; Dantec, Annal. d. l'Institut Pasteur 1892, Bd. 6, p. 190 u. die an diesen Stellen cit. Lit. Vgl. auch dieses Buch § 65.

Eisen[1]) verhindert war. Mit Hilfe der Bacterienmethode lässt sich sogar leicht für jede einzelne Zelle und für jede isolirte kernfreie und kernhaltige Plasmamasse zeigen, dass bei Mangel von Chlorophyll bei Beleuchtung Sauerstoff nicht producirt wird (vgl. Engelmann). Dagegen ist bekanntlich die Formation von Stärke aus Zucker oder aus einer anderen organischen Nahrung nicht von Beleuchtung und Chlorophyllgehalt der Chromatophoren abhängig (§ 55).

Die Kohlensäureassimilation wickelt sich offenbar ganz oder doch der Hauptsache nach in den Chloroplasten selbst ab, da diese, wie Engelmann[2]) mit der überaus empfindlichen Bacterienmethode erkannte, bei Beleuchtung Sauerstoff produciren, wenn sie durch Zerreissen der Zelle in eine ungefähr isosmotische Zuckerlösung gebracht sind. Die isolirten Chlorophyllkörper vermögen also, analog wie der ausgeschnittene Muskel, nach Entfernung von ihrer Bildungs- und Wohnstätte einige Zeit ihre Thätigkeit fortzusetzen. Diese Sauerstoffproduction erlischt aber meist ziemlich bald und wird nicht selten gar nicht wahrgenommen, was nicht überraschen kann, wenn man bedenkt, dass schon die nicht isolirten Chloroplasten durch mannigfache Eingriffe inactivirt werden[3]). Die positiven Erfolge berechtigen desshalb zu der obigen Schlussfolgerung, die nicht ausschliesst, dass die Wechselbeziehungen zwischen den Chlorophyllkörpern und den übrigen Protoplasten die assimilatorische Thätigkeit der Chloroplasten in mannigfacher Weise begünstigt und unterstützt. Uebrigens lässt sich bei richtiger Handhabung der Bacterienmethode erkennen, dass in einer intacten Spirogyra u. s. w. der Sauerstoff nur an den Chlorophyllbändern austritt, also aller Voraussicht nach nur in den Chlorophyllbändern erzeugt wird[4]).

Frei von Chlorophyll sind aber nach Engelmann[5]) gewisse roth gefärbte Bacterien (Monas Okeni, vinosa; Clathrocystis roseo-persicina; Bacterium photometricum), die dessenungeachtet bei Beleuchtung eine mässige Entwickelung von Sauerstoff ausführen, die aber immerhin hinreicht, um im Lichte ein Wachsthum dieser aeroben Organismen in einer sauerstofffreien Flüssigkeit zu ermöglichen.

Bisher wurde nur mittelst der Bacterienmethode die Sauerstoffentwickelung erkannt, aber nicht erwiesen, ob gleichzeitig Kohlensäure unter Production von organischer Substanz assimilirt wird. Jedenfalls bedürfen diese Organismen um so mehr kritischer Studien, als der Sauerstoff auch anderen Ursprung haben könnte. Da die Sauerstoffabgabe nur im Lichte stattfindet, so ist freilich eine mit Photosynthese verknüpfte Production wahrscheinlich, denn gewisse farbige

---

1) Pfeffer, Physiologie I. Aufl., Bd. I, p. 185; Zimmermann, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. 1893, p. 80.

2) Engelmann, Bot. Zeitg. 1881, p. 446; Haberlandt, Function u. Lage d. Zellkernes 1887, p. 118; Ewart, Journal of the Linnean Soc. 1896, Bd. 31, p. 461. Natürlich kommen diejenigen Versuche Engelmann's nicht in Betracht, in welchen, wie bei Hydra viridis die grüne Färbung von symbiotisch verketteten Algen herrührt. Vgl. dazu Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 745, 784.

3) Es ist dieses auch bei den Versuchen von Klebs (Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 555) zu beachten, in welchen übrigens nur die Stärkebildung in Chloroplasten verfolgt wurde, die sich in einem zellkernfreien Cytoplasma befanden.

4) Vgl. Engelmann, Die Erscheinung der Sauerstoffabscheidung chromophyllhaltiger Zellen 1894, Fig. 7, 8, 12. (Separat a. d. Verhandlg. d. Amsterdamer Akad.)

5) Engelmann, Bot. Ztg. 1888, p. 663.

Bacterien, die in erheblicher Menge Sauerstoff absorbiren, lassen durch die Unterhaltung der Bewegung anderer Bacterien eine vom Lichte unabhängige Abgabe von freiem Sauerstoff erkennen, die oft mehr als 12 Stunden anhält[1]).

In den Purpurbacterien vermochte zwar Engelmann kein Chorophyll nachzuweisen, doch dürfte eine nochmalige Prüfung geboten sein, da die Verschiebung der Assimilationscurve in das Ultraroth durch einen beigemengten, als Sensibilator wirkenden Körper entspringen könnte (vgl. § 60). Dabei ist zu beachten, dass Chromatium Okeni nach Bütschli[2]) sich beim Begiessen mit Alkohol grün färbt. Bewahrheiten sich aber die Voraussetzungen Engelmann's, so dürfte dem Bacteriopurpurin, das nach Bütschli (l. c.) in der peripherischen Plasmaschicht untergebracht ist, eine analoge Rolle zuzuschreiben sein, wie dem Chlorophyll. Alle Bacterienfarbstoffe wirken aber nicht in solcher Weise, denn z. B. für Bacillus prodigiosus und Spirillum rubrum vermochte Ewart (l. c.) mit der Bacterienmethode keine Spur von Sauerstoffentwickelung zu erkennen. Jedenfalls ist eine nochmalige kritische Prüfung aller dieser merkwürdigen Organismen dringend geboten.

Historisches. Pristley[3]), der Entdecker des Sauerstoffs, erkannte zuerst, dass grüne Pflanzen die durch die Athmung der Thiere verdorbene Luft verbessern. Von Ingenhousz[4]) wurde dann festgestellt, dass die grünen Pflanzen nur im Licht die Luft verbessern, im Dunklen aber, wie die Thiere, Kohlensäure (fixe Luft) ausgeben. Indess war sich dieser Forscher nicht darüber klar, dass die Exhalirung von Sauerstoff (dephlogisticirte Luft) mit der Zersetzung von Kohlensäure verknüpft ist. Diese Entdeckung gebührt Senebier, der schon in seinen ersten[5]) und noch bestimmter in späteren Schriften[6]) aussprach, dass aus Kohlensäure und Wasser unter Ausscheidung von Sauerstoff organische Nährstoffe für die Pflanze gebildet werden. Die

1) Nach Beobachtungen von Ewart. Vgl. Pfeffer, Bericht der sächs. Ges. der Wissensch. 1896, p. 379.

2) Bütschli, Ueber den Bau d. Bacterien 1890, p. 9; A. Fischer, Unters. über Cyanophyc. u. Bacter. 1897, p. 120. — Wenn auch Engelmann nicht mit Reinculturen arbeitete, so scheint doch ausgeschlossen, dass der Erfolg durch beigemengte grüne Bacterien etc. erzielt wurde. (Vgl. Winogradsky, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Bacter. 1888, Heft I, p. 56.) — Ob sich die Vermuthung Elfving's bestätigt (Studien über Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 17), nach der der rothe Saccharomyces glutinis Kohlensäure assimilirt, müssen fernere Studien entscheiden.

3) Pristley, Philosophic. Transactions 1772, Bd. 62, p. 168 u. 193 ff. — Vgl. Sachs, Geschichte d. Bot. 1875, p. 531. — Die Beobachtungen Bonnet's (Unters. über d. Nutzen d. Blätter übers. von Arnold 1762, p. 14) haben keine Bedeutung, da dieser Forscher die Entstehung von Gasblasen an den unter Wasser befindlichen und beleuchteten Pflanzen als ein rein mechanisches Phänomen ansah. — In Bezug auf ältere Anschauungen über die Herkunft der Pflanzennahrung vgl. Sachs, l. c., p. 495.

4) Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherr 1786. (Original 1779).

5) Senebier, Physikal.-chem. Abhandlungen etc. (Uebersetzung.) 1785, Bd. I, p. 91, 216 u. s. w. Die ersten 3 Bände sind eine Uebersetzung v. Senebier, Mémoir. physico-chimiques 1782, der vierte Band ist eine Uebersetzung der Schrift Recherch. s. l. lumière solaire 1783.

6) Senebier, Physiologie végétale 1800, Bd. III, p. 184, Bd. 4, p. 37, 165. — Wenn auch wohl Ingenhousz der genialere Forscher war, so muss man doch desshalb Senebier sein Verdienst lassen. Dass diesen aber Hansen (Arbeit. a. d. Bot. Instit. zu Würzburg 1882, Bd. 2, p. 560) mit Unrecht zurückdrängt, ist aus den Erörterungen und den z. Th. wörtlichen Citaten bei Pringsheim (Ueber Chlorophyllfunction und Lichtwirkung i. der Pflanze 1882, p. 26 u. s. w.) zu ersehen.

Experimente, auf die sich Senebier stützte, liessen freilich manches zu wünschen übrig und können sich nicht entfernt mit den meisterhaften Untersuchungen Th. de Saussure's[1]) messen, durch welche die Fundamente der Kohlensäureassimilation sicher begründet und die Kenntniss dieses Processes eminent vertieft und erweitert wurde. Von Saussure wurde u. a. in musterhafter Weise sichergestellt, dass die Kohlensäurezersetzung dazu dient, organische Nahrung für die Pflanze zu gewinnen, und dass dieser Process einen ganz anderen Werth hat, als die in allen Pflanzen thätige Athmung. In der Folge wurde freilich Athmung und Kohlensäureassimilation oft nicht sachgemäss auseinandergehalten, obgleich Dutrochet, Meyen u. A. die beiden Vorgänge als zwei ganz ungleichwerthige und direct von einander unabhängige Processe unterschieden (siehe § 50, 95). Dass thatsächlich durch die Kohlensäureassimilation (über den Begriff »Assimilation« siehe p. 271) in grünen Pflanzen die gesammte organische Nahrung gewonnen wird, wurde erst mit dem Sturze der sog. Humustheorie klar, unter deren Druck Saussure offenbar nicht dazu kam, die volle Bedeutung der Kohlensäureassimilation für die Ernährung der Organismen und für den ganzen Naturhaushalt zu durchschauen. (Weiteres § 95.)

Nachdem Ingenhousz, Senebier, Saussure übereinstimmend gefunden hatten, dass alle grünen Pflanzen Kohlensäure zersetzen, diese Fähigkeit aber allen ungefärbten Pflanzentheilen, übrigens auch gefärbten Blumenblättern u. s. w. abgeht, lag es nahe, ganz generell die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation von dem grün färbenden Chlorophyll auszusprechen und die schon von Senebier und Saussure constatirte Assimilationsthätigkeit rother Laubblätter[2]) aus dem Chlorophyllgehalt zu erklären. Wahrscheinlich war auch Saussure dieser Ansicht, die aber bei diesem öfters allzu vorsichtigen Forscher sich nicht bestimmt ausgesprochen findet. Dagegen wurde von Dutrochet[3]) die Kohlensäurezersetzung in bestimmtester Weise als ein von dem Chlorophyllgehalt abhängiger Process angesprochen, eine Auffassung, der man von da ab in allen besseren Lehr- und Handbüchern begegnet[4]). Uebrigens wurde auch von Cloez[5]) direct gezeigt, dass die gefärbten Blätter nur vermöge ihres Chlorophyllgehaltes Kohlensäure zersetzen.

Schon bei Senebier[6]), Saussure und ausgedehnter bei de Candolle[7]) finden sich Bemerkungen und Erörterungen über fernere Metamorphosen, welche die aus der Kohlensäurezersetzung gewonnene organische Substanz im Stoffwechsel der Pflanze zu durchlaufen hat. Sobald erkannt war, dass diese Production die gesammte organische Nahrung grüner Pflanzen liefert, war auch klar, dass das Assimilationsproduct mannigfache Umsetzungen erfahren muss, da von ihm alle die zahlreichen Verbindungen in der Pflanze deriviren. Frühzeitig begegnet man denn auch verschiedenen Ansichten über das nächste Product der Kohlensäureassimilation[8]), als welches übrigens viel-

1) Th. de Saussure, Recherches chimiqu. s. l. végétation 1804. Eine neuere Uebersetzung von Wieler in Ostwald's Klassikern 1890, Heft 15 u. 16.

2) Weitere Versuche bei Corenwinder, Compt. rend. 1863, Bd. 57, p. 268.

3) Dutrochet, Mémoires etc. Brüssel 1837, p. 186.

4) Z. B. Mohl 1851; Unger 1855 u. s. w. Vgl. Pringsheim, l. c., p. 26, 45 u. s. w.

5) Cloez, Compt. rendus 1863, Bd. 57, p. 834; Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV. sér., Bd. 20, p. 184.

6) Z. B. Senebier, Physiolog. végétale 1800, Bd. 4, p. 165 ff.

7) De Candolle, Physiolog. übers. von Röper 1833, Bd. I, p. 117, 139, 170 etc.

8) Vgl. Pringsheim, l. c., p. 67.

fach, so von Mohl[1]), Unger[2]), Boussingault Kohlenhydrate bezeichnet wurden. Diese Ansichten stützten sich auf das Vorkommen der Stoffe in der Pflanze, jedoch erst durch Sachs[3]) wurde durch directe und kritische Untersuchungen gezeigt, dass in Abhängigkeit von der Kohlensäurezersetzung und als ein Product dieser in den Chlorophyllkörpern Stärke auftritt. Die eminente Bedeutung dieser ausgezeichneten Studien wird auch nicht dadurch beeinträchtigt, dass Stärke nicht immer entsteht und sicher nicht das nächste Product des eigentlichen Assimilationsprocesses ist, in dessen Verlauf wir zur Zeit noch keine Einsicht haben (vgl. § 54).

Methodisches. Es ist schon § 32 besprochen, wie und warum sich sauerstoffreiche Gasblasen aus der Schnittfläche beleuchteter Wasserpflanzen entwickeln, wenn man z. B. Elodea, Ceratophyllum, Potamogeton in der durch Fig. 25 (p. 185) versinnlichten Weise dem Versuche unterwirft. (Die geringere Brauchbarkeit von Blättern der Landpflanzen ergiebt sich aus § 57). Da dieser von der Sauerstoffproduction abhängige Blasenstrom mit der Beleuchtung steigt und fällt, so gewährt die Zählung der Gasblasen in vielen Fällen eine treffliche Methode[4]), um die assimilatorische Energie verschiedener Lichtquellen zu vergleichen (§ 60). Ebenso ist diese Methode geeignet, um die Assimilationsthätigkeit und ihre Abhängigkeit vom Licht durch Projection mittelst des Skioptikons einem grossen Zuhörerkreis vorzuführen und zugleich durch die Sistirung des Blasenstroms bei Zusatz von Kalkwasser (§ 32) die Abhängigkeit der Sauerstoffentwickelung von der Kohlensäurezersetzung darzuthun. Das unter Wasser sich ausscheidende Gas kann man in dem einfachen Apparat Fig. 41 aufsammeln, in welchem der mit Wasser gefüllte Glascylinder *g* mit Pflanzen beschickt ist und die aufsteigenden Gasblasen in dem anfänglich mit Wasser gefüllten Trichter *t* sich ansammeln. Der Sauerstoffreichthum des nach dem Oeffnen des Glashahns *h* aus enger Oeffnung ausströmenden Gases lässt sich durch das Aufflammen eines glimmenden Hölzchens demonstriren. Ausserdem kann das Gas leicht (z. B. nach Untertauchen des Trichters) zu weiteren Reactionen in andere Gefässe übergeführt werden. — Zu demonstrativen Zwecken empfiehlt es sich ferner, in mit Wasser erfüllte Glascylinder Algenmassen zu bringen, die im Dunklen sich senken, bei Beleuchtung aber durch die sich entwickelnden und wie ein Ballon wirkenden Gasblasen gehoben werden.

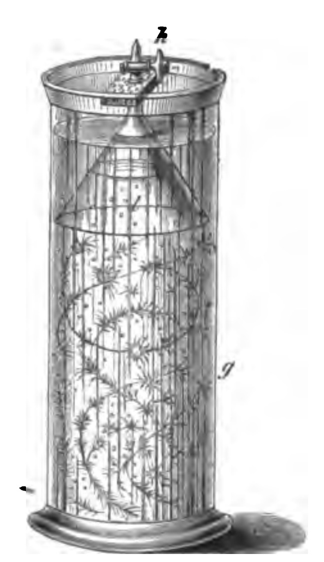


Fig. 41.

Zur Ermittelung des mit der Assimilation verknüpften Gaswechsels wurde

1) Mohl, Grundzüge d. Anatom. u. Physiol. 1851, p. 45.

2) Unger, Anatom. u. Physiol. 1855, p. 265. — Hier finden sich auch chemische Gleichungen für die supponierte Entstehung von Kohlenhydraten u. Sauerstoff.

3) Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 368; 1864, p. 288. — Mohl (Vermischte Schriften 1845, p. 355; Bot. Ztg. 1855, p. 115, u. Nägeli (Die Stärkekörner 1858, p. 398) brachten die in den Chlorophyllkörnern sich findende Stärke nicht in directe genetische Beziehung zu der Kohlensäureassimilation.

4) Zuerst angewandt von Dutrochet, Mémoires etc. Brüssel 1837, p. 182 und Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 363. (Kohl, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 111.)

seit Ingenhousz u. s. w. die analytische Controle der umgebenden Luft verwandt. Ein einfacher und für manche Zwecke geeigneter Apparat ist in Fig. 42 abgebildet. In das erweiterte Ende des kalibrirten Rohres *r* wird das an einen Platindraht befestigte Pflanzenblatt u. s. w. gebracht und dann mittelst eines in das Rohr *r* eingeführten Schlauches das Quecksilber *g* auf die gewünschte Höhe gehoben. Darauf wird reine Kohlensäure eingeleitet und die zugeführte Menge aus den entsprechenden Ablesungen bestimmt. Nach der Exposition wird das Blatt mit Hilfe des Drathes entfernt und durch Analyse des Gasgemisches ermittelt, wieviel Kohlensäure verarbeitet und wieviel Sauerstoff producirt ist[1]). Durch einen Controlversuch im Dunklen kann man sich ausserdem über die im Athmungsprocess producirte Menge von Kohlensäure informiren.



Fig. 42.

Auf andere Versuchsanstellungen, die angewandt wurden und unter Umständen vorzuziehen sind, kann hier nicht eingegangen werden, ebenso nicht auf die gasanalytische Methodik. Schnell und mit ausreichender Genauigkeit lässt sich die Analyse einer grösseren Gasmenge nach der Methode von Hempel[2]), die einer kleinen Gasprobe mit dem Apparat von Bonnier und Mangin ausführen, der besonders in seiner neueren Form[3]) sehr handlich ist. Ein Apparat, der gestattet die Pflanze in einer Luft zu erhalten, die dauernd eine geringe, aber annähernd constante Menge von Kohlensäure enthält, ist von Kreusler[4]) beschrieben.

Eine ausgezeichnete und unersetzliche physiologische Methode, in welcher die Production von Sauerstoff durch die Bewegungsthätigkeit von Bacterien angezeigt wird, wurde von Engelmann[5]) eingeführt. Bringt man unter ein Deckglas eine einzelne Zelle, einen Algenfaden, Blattschnitte u. s. w., in die mit geeigneten aeroben Bacterien versehene Flüssigkeit, die man mit Vaselin, abschliesst, so wird der Sauerstoff bald durch die Bacterien consumirt und deren Bewegung dadurch zum Stillstand gebracht. Bei Beleuchtung des bis dahin verdunkelten Präparates bewirkt der erzeugte und nach aussen diffundirende Sauerstoff, dass die Bacterien in der Umgebung der grünen Zelle ihre Bewegung wieder aufnehmen und sich in Folge des chemotaktischen Reizes in ähnlicher Weise nach der Zelle hindrängen, wie nach einer sauerstoffhaltigen Luftblase (Fig. 43). (Näheres über Chemotaxis u. s. w. in Bd. II.) Durch diese ungmein empfindliche Reaction, die noch den billionsten Theil eines mgr. Sauerstoff anzuzeigen vermag, können nicht nur die geringsten Mengen des

1) Näheres Pfeffer, Arbeit des Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 9. Das Quecksilber wird zur Vermeidung schädlicher Dämpfe, wie es schon Saussure that, mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt. Vgl. hierüber Boussingault, Agronom., Chim. agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 338.

2) Hempel, Gasanalytische Methoden II. Aufl. 1890.

3) Bonnier u. Mangin's Revue générale 1891, Bd. 3, p. 97; vgl. auch Stich, Flora 1891, p. 7. Eine praktische Methode für Entnahme kleiner Gasproben bei Richards, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 534.

4) Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 913.

5) Engelmann, Bot. Zeitg. 1881, p. 442; 1883, p. 4; 1886, p. 49; 1887, p. 102; Die Entstehungsweise der Sauerstoffausscheidung 1894 (Separatab. a. d. Amsterdamer Akademie).

real austretenden Sauerstoffs erkannt, sondern auch, wie schon hervorgehoben wurde, einzelne Zellen und Zellentheile auf ihre assimilatorische Wirkung geprüft werden. In dieser Hinsicht vermag nur diese physiologische Methode Auskunft zu geben, die überhaupt in der mannigfachsten Weise anwendbar und bestimmten Zielen und Zwecken accommodirbar ist (vgl. § 60)[1]. Geeignete Bacterien, auf die es in allen Fällen ankommt[2], befinden sich gewöhnlich unter den verschiedenen Formen der als Bacterium termo bezeichneten Organismen, die sich bei Fäulniss einer Erbse entwickeln. Nach meinen Erfahrungen ist es vortheilhaft, das isolirte und auf Agar cultivirte Bacterium zusammen mit den Untersuchungsobjecten in eine 0,2 — 0,5 proc. neutrale Lösung von Fleischextract zu bringen[3]. Unter Umständen verdienen übrigens sehr empfindliche Spirillen (z. B. das leicht rein cultivirbare Sp. rubrum, oder Sp. undula) den Vorzug.

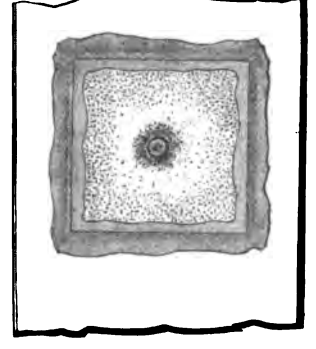


Fig. 43. In der Mitte befindet sich eine Alge.

Von Beyerinck[4]) wurde ferner das vom Sauerstoff abhängige Leuchten gewisser Bacterien zum Nachweis der Kohlensäureassimilation benutzt. So wie in diesen Experimenten müssen die Versuchsobjecte und ihre Umgebung zunächst sauerstofffrei sein, wenn das Leuchten des Phosphors[5], oder die Verwandlung von venösem in arterielles Blut[6], oder die Oxydation von Indigoweiss zu Indigoblau[7] als Reagens für die Production von Sauerstoff dienen sollen.

Die Literatur über den Nachweis der Assimilationsproducte ergiebt sich aus § 54, 55.

§ 53. Bau und Eigenschaften der Chloroplasten.

Die Chlorophyllkörper (Fig. 44, 45, 46) zählen zu den als Chromatophoren zusammengefassten Gruppen von plasmatischen Organen (Plastiden § 7 und 8), die, soweit wir wissen, nur von ihresgleichen abstammen, also nur durch Theilung sich vermehren und nach ihrer Ausbildung als Chloroplasten, Chromoplasten, Leucoplasten unterschieden werden[8]. Je nach den obwaltenden Umständen werden also die Descendenten desselben Chromatophors verschieden ausgebildet

---

1) Ueber makroskopisch sichtbare Erfolge vgl. Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 743.
2) Vgl. Engelmann, l. c. 1886, p. 49 u. 1887, p. 102.
3) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 589.
4) Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 744.
5) Boussingault, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 10, p. 330.
6) Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1879, Bd. 2, p. 425; Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1888, Bd. 42, p. 186.
7) Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 742.
8) Näheres bei Zimmermann, Pflanzenzelle 1887, p. 45 u. in dem Sammelreferat von Zimmermann in Beibl. z. Bot. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 90; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 1.

und dieserhalb kommen auch chlorophyllführende und chlorophyllfreie Zellen nebeneinander zu liegen. Ferner entstehen z. B. im Dunkeln Leucoplasten, die sich bei Zutritt von Licht zu Chlorophyllkörpern ergänzen. Diese werden

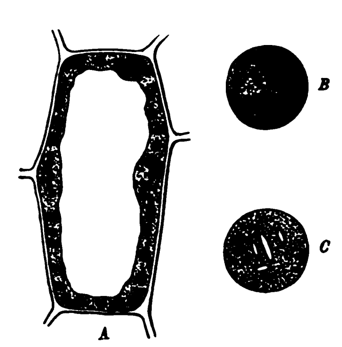


Fig. 44. *A* Zelle aus dem Blatt von Vallisneria spiralis 430/1. *B* und *C* Chlorophyllkörner aus Blattzellen von Selaginella Martensii (stark vergr.) *B* ist in Aufsicht, *C* im optischen Mediansschnitt gezeichnet. Die im Innern enthaltenen ovalen Körper sind Stärkekörner.



Fig. 45. Spirogyra spec. (Vergr. 180/1.)

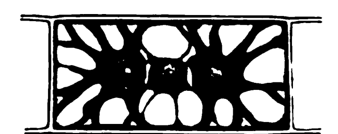


Fig. 46. Zygnema cruciatum. (Vergr. 200/1.)

aber in der Folgezeit zuweilen, u. a. beim Reifen von Früchten in andersfarbige Chromatophoren verwandelt, welchen die Fähigkeit der Kohlensäureassimilation abgeht. Diese Fähigkeit wird indess nicht, so lange Chlorophyll zugegen ist, durch die Gegenwart anderer Farbstoffe aufgehoben. Deshalb mag es erlaubt sein, die chlorophyllführenden roth, braun u. s. w. gefärbten Chromatophoren, mit Rücksicht auf den für die functionelle Bedeutung entscheidenden Chlorophyllgehalt, den Chloroplasten zuzuzählen, und dieselben nöthigenfalls zur näheren Charakterisirung als Rhodoplasten, Phäoplasten u. s. w. zu bezeichnen.

Die Eigenschaften einer Zelle, einer Pflanze haben somit einen wesentlichen Einfluss auf die Gestaltung eines Chromatophors[1]. Jedoch lassen die besonderen Formen und Eigenschaften der Chloroplasten von Conjugaten u. s. w. keinen Zweifel über die Existenz specifisch verschiedener Chloroplasten. Trotz formeller Aehnlichkeit kann man demgemäss nicht behaupten, dass die Chromatophoren aller höheren Pflanzen völlig identisch sind, ja es ist möglich, dass vielleicht der Chromatophor einer Tanne in dem Protoplasten einer Eiche gar nicht zu existiren vermag. Denn Erhaltung und Vermehrung hängen bei den Chromatophoren, wie bei dem Zellkern und anderen plasmatischen Organen von den specifischen Eigenschaften und Wechselwirkungen ab[2]. Das gilt ebenso für die Algen, die in einer symbiotischen Vereinigung mit gewissen Protoplasten in ernährungsphysiologischer Hinsicht dasselbe leisten, wie für die Chloroplasten (§ 65).

Der Besitz von Chromatophoren bedingt, wie die chlorophyllfreien Phanero-

---

1) Ueber verschieden gestaltete Chlorophyllkörper in derselben Pflanze siehe Zimmermann, Pflanzenzelle 1887, p. 48; Haberlandt, Flora 1888, p. 291.

2) Vgl. dieses Buch § 4, 7, 8 u. Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 174; Čelakovský, Flora 1892, Ergänzungsband p. 221.

gamen lehren, nicht nothwendig die Ausbildung von Chloroplasten, zu deren Formirung die Pilze augenscheinlich desshalb nicht befähigt sind, weil ihnen Organe vom Charakter der Chromatophoren abgehen. Eine andere Unterbringung des Chlorophylls, also eine homogene Färbung des Cytoplasmas ist bis dahin nicht sichergestellt und scheint auch bei den niedersten chlorophyllführenden Organismen nicht vorzukommen[1]). Die Chromatophoren aber sind verschiedenen Zwecken dienstbar gemacht und in Hinsicht auf die Zergliederung des Processes der Kohlensäureassimilation ist es bedeutungsvoll, dass sowohl die zum Ergrünen nicht befähigten Chromatophoren, als auch die bei Lichtmangel chlorophyllfrei ausgebildeten Chloroplasten die Fähigkeit besitzen, aus Zucker oder geeigneter organischer Nahrung Stärke zu formiren[2]). Nach den bisherigen Erfahrungen scheint überhaupt die Stärkebildung an die Existenz geeigneter Chromatophoren gekettet zu sein[3]). Indess können wir hier nicht weiter auf diese Frage, sowie auf die Entstehungs- und Wachsthumsweise der Stärkekörner eingehen, die wohl zumeist im Innern des Chromatophors auftauchen, mit dem Wachsthum aber vielfach hervortreten, so dass der gefärbte oder ungefärbte Stärkebildner als eine adhärirende Kappenschicht erscheint (Fig. 47). (Näheres Zimmermann 1894, l. c., p. 92.)

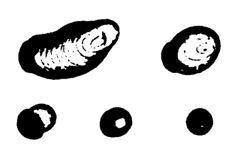


Fig. 47. Chlorophyllkörner mit verschieden grossen Stärkekörnern aus dem Stengel von Pellionia Daveauana. Vergr. 400/1.

Wohl zu beachten ist, dass die Chromatophoren in dem bereits gekennzeichneten Sinne (§ 52) lebendige Organe in dem lebendigen Protoplasten sind, dass ihnen demgemäss, wie einem jeden lebendigen Protoplasten ein complicirter Aufbau zukommt (§ 7—11). In Bezug auf diesen ist aber sogar in den der optischen Wahrnehmung zugänglichen Grenzen noch keine volle Klarheit geschaffen. Indess scheint sich das Chlorophyll, wie es A. Meyer und Schimper angeben, in vacuolenähnlichen Räumchen des farblosen Stromas zu befinden[4]). Auch ist noch nicht entschieden, ob das Chlorophyll im lebenden Chloroplasten gelöst oder in irgend anderer Weise angehäuft und gebunden ist[5]). Zweifelhaft ist ferner, ob, wie es Hansen[6]) annimmt, die in Wasser löslichen rothen, braunen u. s. w. Nebenpigmente die Gerüstsubstanz tingiren. Einer solchen Separation, falls sie besteht, muss aber in allen Studien

1) Ueber die Cyanophyceen u. s. w. vgl. Zimmermann 1894, l. c., p. 97. Die Unterbringung des Bacteriopurpurins bei rothen Bacterien wurde § 52 erwähnt. (A. Fischer, Unters. über d. Cyanophyc. u. Bacter. 1897, p. 25 u. 119.)

2) Schimper, Bot. Zeitg. 1880, p. 881; Böhm, Bot. Zeitg. 1883, p. 36; Laurent, Bullet. d. l. Soc. roy. d. bot. d. Belgique 1888, Bd. 26, p. 243; Saposchnikoff, Ber. der Bot. Ges. 1889, p. 259; Zimmermann, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. 1893, p. 29, 89.

3) A. Meyer, Stärkekörner 1895, p. 159; Zimmermann's Referat 1894, l. c., p. 92. Nach Belzung (citirt bei Zimmermann) soll Stärke auch bei einzelnen Pilzen vorkommen. Uebrigens ist zu bedenken, dass es z. B. zur Formation von Cellulose keiner besonderen Chromatophoren bedarf.

4) Vgl. Zimmermann 1894, l. c., p. 90.

5) Zimmermann, Zelle 1887, p. 59; Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 169; Hansen, Farbstoffe d. Chlorophylls 1889, p. 86 u. Stoffbildung bei den Meeresalgen 1893, p. 292. (Separat. a. d. Mittheilg. d. zool. Station in Neapel Bd. 11.)

6) Hansen 1893, l. c., p. 301. Vgl. Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 181.

Rechnung getragen werden, welche die Beeinflussung der Kohlensäureassimilation durch die Nebenpigmente zur Aufgabe haben (§ 60).

Eine gewisse functionelle Arbeitstheilung in dem Chloroplasten ist mit Sicherheit zu erwarten, doch ist es für den Augenblick noch unbekannt, in welchem Sinne eine solche durch die Ausbildung von Pyrenoiden (Fig. 45, 46 p. 294) einen sichtbaren Ausdruck gefunden hat. Denn es ist nicht einmal endgiltig entschieden, ob die Pyrenoide, welche sich in den relativ grossen Chloroplasten gewisser Algen und einigen anderen niederen Pflanzen finden, functionirende Organelemente oder nur Reservestoffe sind[1]). Die bevorzugte Stärkebildung um die Pyrenoide kann allein nichts bestimmtes aussagen, denn thatsächlich können Stärkekörner in diesen Chloroplasten auch an anderen Stellen erscheinen. Diese Stromastärke scheint nach einigen Beobachtungen leichter verbraucht zu werden, als die Pyrenoidstärke, die sich mehr wie ein Reservevorrath verhält.

Die plasmatischen Chromatophoren sind, ähnlich wie das Protoplasma, aus verschiedenen Stoffen aufgebaut, unter denen wiederum Eiweisskörper eine hervorragende Rolle spielen[2]). Diesen Baumaterialien ist speciell in den Chloroplasten etwas Chlorophyllfarbstoff zugesellt, dessen Menge indess selbst in tiefgrünen Chloroplasten nur 0,1 Proc. erreichen dürfte[3]). Daneben scheinen gelbe Farbstoffe aus der Gruppe der Carotine nie zu fehlen, die auch in etiolirten und soweit bekannt, sich auch in denjenigen Chloroplasten finden, die durch das Hinzukommen von rothen, braunen u. s. w. Farbstoffen ein anderes Colorit angenommen haben[4]). Da viele dieser Farbstoffe, nicht aber Chlorophyll und Carotin in Wasser löslich sind, so wird vielfach durch Abbrühen in heissem Wasser die grüne Farbe hergestellt und der Chlorophyllgehalt verrathen[5]). Ein solcher konnte in der That in allen andersfarbigen Chromatophoren nachgewiesen werden, welche Kohlensäure assimiliren.

Hat begreiflicher Weise gerade der durch seine Farbe auffallende Chlorophyllfarbstoff die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, so ist und bleibt er doch

---

1) Lit. bei Zimmermann 1894, l. c., p. 93; Klebs, Botan. Zeitung 1891, p. 793. (Chimilewsky, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 69, p. 277.)

2) Vgl. § 11 sowie Zimmermann, Zelle 1887, p. 60 und dessen Sammelreferat in Beih. z. Bot. Centralbl. 1894, p. 90. In diesen Schriften sind auch die Studien von Zacharias und von Schwarz über die Proteinstoffe der Chloroplasten berücksichtigt. — Vermuthlich fehlt nie Oel, das vielleicht als Lösungsmittel des Chlorophylls eine Rolle spielt, in gewissen Chloroplasten aber besonders angehäuft wird. Lit. Zimmermann, Zelle p. 61; Schmitz, Chromatophoren der Algen 1882, p. 60; Engelmann, Bot. Ztg. 1883, p. 21; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 188; A. Meyer, Bot. Ztg. 1885, p. 433. — Ueber Vorkommen von Cholesterinen siehe Reinke, Bericht d. Bot. Ges. 1885, p. LVI; Hansen, Farbstoffe d. Chlorophylls 1889, p. 60.

3) Tschirch, Pflanzenanatom. I. 1889, p. 57.

4) Zuerst nachgewiesen für Florideen von Rosanoff (Mém. d. l'Akad. d. l. Soc. impér. d. Cherbourg 1867, Bd. 13, p. 202); für Fucaceen von Millardet (siehe G. Kraus Zur Kenntniss d. Chlorophyllfarbstoffe 1872, p. 106). Vgl. Hansen, Stoffbildung b. d. Meeresalgen 1893, p. 263, 292 u. s. w. Ein ähnliches rothes Colorit nehmen gewisse Pflanzen an, wenn man sie durch Lösungen von Fuchsin (Hansen, l. c. 1893, p. 299) oder von Kaliumpermanganat (Noll, Flora 1893, p. 27) betrachtet. — Ueber das gleichzeitige Vorkommen d. gelben Farbstoffe vgl. z. B. Monteverde, Acta horti Petropolitani 1893, Bd. 13, p. 176. Ueber Neottia vgl. Lindt, Bot. Ztg. 1885, p. 825.

5) Vgl. Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 177.

nur einer der wirkenden Bestandtheile, der nur im Verband mit dem lebenden Chloroplasten physiologische Bedeutung gewinnt (p. 286). Aus den bekannten chemischen Eigenschaften des isolirten Chlorophylls kann demgemäss die assimilatorische Wirkung der Chloroplasten schlechterdings nicht erklärt werden. Was allenfalls von den chemischen Erfahrungen fernerhin physiologisch bedeutungsvoll wird, lässt sich nicht voraussagen. Jedenfalls entspricht aber eine einfache Schilderung chemischer oder optischer Eigenschaften und Reactionen — mag es sich um Chlorophyll, Eiweissstoffe oder andere Körper handeln — nicht dem Zwecke unseres Buches, in dem wir uns demgemäss mit dem Hinweis auf die Literatur[1]) und einige Erfahrungen begnügen. Uebrigens finden einige optische Eigenschaften in Verbindung mit der assimilatorischen Wirkung verschiedener Lichtstrahlen in § 60 Berücksichtigung.

Als **Chlorophyll** bezeichnet man den isolirten Farbstoff, der stickstoffhaltig und eisenfrei[2]) ist. Nach den Untersuchungen von Schunck und Marchlewski (l. c.) wird dieser Farbstoff durch Säuren und Alkalien in bestimmter Weise verändert und zwar entsteht als nächstes Product der spaltenden Wirkung der Säuren Chlorophyllan. Wesentlich aus diesem Körper bestehen nach A. Meyer und nach Tschirch[3]) die von Pringsheim Hypochlorin genannten körnigen oder nadelförmigen braunen Gebilde, die bei der Behandlung chlorophyllführender Zellen mit Säuren auftreten und die von Pringsheim irriger Weise als das erste Product der Assimilation angesprochen wurden (§ 54).

Falls wirklich, wie Marchlewski[4]) annimmt, das aus den verschiedensten Pflanzen isolirte Chlorophyll identisch ist, so können desshalb doch in den lebendigen Chloroplasten verschiedene Verbindungen bestehen und es ist ohnehin noch unbekannt, ob das Chlorophyll in dem Chloroplasten gelöst oder irgendwie mechanisch oder chemisch gebunden ist. In dieser Hinsicht ist eine definitive Entscheidung auch nicht daraus abzuleiten, dass das Spectrum der lebenden Chloroplasten, abgesehen von den durch das Medium gebotenen Verschiebungen u. s. w., mit der Lösung des extrahirten Chlorophylls übereinstimmt[5]). Da das Medium, Verunreinigungen, Zersetzungen u. s. w. einen gewissen Einfluss ausüben, so kann andererseits aus geringen spektroskopischen Abweichungen, welche für die aus gewissen Pflanzen dargestellten Chlorophylllösungen gefunden wurden, nicht auf specifisch differente Chlorophylle geschlossen werden. In chemischer Hinsicht besteht augenscheinlich eine Beziehung zwischen Chlorophyll und Blutfarbstoff, die beide nach Schunck und Marchlewski Pyrrolabkömmlinge sind

---

1) Lit. G. Kraus, Zur Kenntn. d. Chlorophyllfarbstoffe 1872; A. Meyer, Das Chlorophyllkorn 1883; Tschirch, Unters. über das Chlorophyllkorn 1884; Hansen, Farbstoffe des Chlorophylls 1889; Monteverde, Das Absorptionsspektrum des Chlorophylls 1893 Separat. a. Acta Horti Petropolit. Bd. XIII) u. über das Protochlorophyll 1894 (ebenda Bd. XIII); Schunck u. Marchlewski, Annal. der Chemie 1894, Bd. 278, p. 329 und Annals of Botany 1889—90, Bd. 3, p. 65; Marchlewski, Die Chemie d. Chlorophylls 1895, Tschirch, Bericht d. Bot. Ges. 1895, p. 76.

2) Molisch, Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen 1892, p. 85. Ueber die Nothwendigkeit des Eisens zur Bildung des Chlorophylls vgl. § 74.

3) Vgl. Hansen, l. c. 1889, p. 38.

4) Marchlewski 1895, l. c., p. 63. Dagegen nimmt z. B. Monteverde (l. c. 1893, p. 176) zwei, Etard (Compt. rend. 1895, Bd. 120, p. 275) eine Mehrzahl von Chlorophyllen an.

5) G. Kraus 1872, l. c., p. 47; Hansen, l. c. 1879, p. 77 und 1893, l. c., p. 294; Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 196; Mo everde, l. c. 1893, p. 134.

und auch in spektroskopischer Hinsicht wenigstens gewisse Aehnlichkeiten bieten [1]).

Gelbe Farbstoffe. Die gelbrothen Farbstoffe sind zwar nach ihrem spektroskopischen und chemischen Verhalten nicht ganz identisch, doch scheinen alle dem Carotin verwandt zu sein und können vielleicht als Carotine zusammengefasst werden [2]). Jedenfalls ist auch das typische Carotin in grünen und andersfarbigen Chlorophyllkörpern allgemein verbreitet und manche der gefundenen Abweichungen dürften wohl nur durch fremde Beimengungen bedingt sein. Wie weit das zutrifft oder wie weit es sich bei den als Xantophyll, Etiolin, Protochlorophyll, Haematochrom [3]) bezeichneten Körpern um besondere Carotine oder Carotinverbindungen handelt, muss die Zukunft entscheiden. Auch ist die physiologische Frage noch nicht gelöst, ob das Chlorophyll aus den gelben Farbstoffen hervorgeht [4]). Jedenfalls würde dieses nur durch tiefer eingreifende Metamorphosen möglich sein, da das Carotin ein Kohlenwasserstoff [5]), das Chlorophyll aber ein anders constituirter stickstoffhaltiger Körper ist und falls einer der gelben Farbstoffe durch einfache Berührung mit der Luft in Chlorophyll übergehen sollte, kann er nicht zu den Carotinen zählen. — Gewöhnlich wurden diese gelben Körper durch Ausschütteln der alkoholischen Lösung mit Kali gewonnen, doch lassen sich dieselben nach Molisch [6]) durch Behandeln der Gewebe mit alkoholischem Kali auch krystallinisch ausscheiden.

Andere Farbstoffe. Der als Phycoerythrin [7]) bezeichnete rothe Farbstoff der Florideen, sowie der Phycocyan [8]) genannte blaue Farbstoff der Cyanophyceen ist neuerdings von Molisch isolirt und als ein krystallisirbarer Eiweisskörper erkannt worden. Möglich also, dass das Phycophäin [9]) der Tange und andere in Wasser lösliche Farbstoffe der Chromatophoren [10]) ebenfalls zu der Gruppe der Proteinstoffe zählen.

§ 54. Die Producte der Kohlensäureassimilation.

Ohne eine tiefere Einsicht in den Process der Kohlensäureassimilation wird es kaum möglich sein, die zuerst entstehende Kohlenstoffverbindung zu präcisiren, da diese vielleicht nie zu merklicher Ansammlung kommt, sondern sogleich

---

1) Schunck u. Marchlewski, l. c. 1894, p. 288; Tschirch, l. c. 1896, p. 92. (Nencki, Mém. d. scienc. biolog. d. l'Institut impér. d. Médec. d. St. Pétersbourg 1897, Bd. 5, p. 254.)

2) Hansen, l. c. 1889, p. 59; Monteverde, l. c. 1893, p. 186; Ritter Schrötter-Kristelli, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 61, p. 33; Marchlewski 1895, l. c., p. 71; Molisch, Bericht d. Bot. Ges. 1896, p. 18; Tschirch, ebenda 1896, p. 85.

3) Zopf, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 418.

4) Vgl. Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 25.

5) Marchlewski, l. c., p. 73.

6) Molisch, Bericht d. Bot. Ges. 1896, p. 18.

7) Molisch, Bot. Zeitg. 1894, p. 181. Ueber Vorkommen u. s. w. vgl. das Sammelreferat von Zimmermann, in Beiheft. z. Bot. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 91.

8) Molisch, Bot. Ztg. 1895, p. 131.

9) Hansen, Bot. Ztg. 1884, p. 649; Reinke, ebenda 1886, p. 177; Schütt, ebenda 1887, p. 259.

10) Einige Notizen über andere Farbstoffe sind referirt bei Zimmermann, l. c., p. 91.

nach der Entstehung weiteren Umformungen unterliegt. Diese können aber sehr wohl specifisch verschieden sein, wenn auch, wie man wohl annehmen darf, die ersten und entscheidenden Acte der Kohlensäureassimilation sich in den Chloroplasten verschiedener Pflanzen identisch abwickeln. (Ueber Purpurbacterien vgl. § 52.) Jedoch vermögen wir nicht zu sagen, ob diese Uebereinstimmung stets bis zur Formation von Zucker oder nur bis zur Bildung eines einfacheren Körpers reicht, aus dem dann je nach Umständen Zucker, oder, gleichviel in welcher Weise, Oel, Eiweissstoffe, Stärke oder andere nachweisbare Assimilationsproducte erzeugt werden. Aber auch dann, wenn es allgemein (wofür manches spricht) bis zur Bildung eines Kohlenhydrats kommt, können uns sehr wohl in derselben Zelle verschiedene Assimilationsproducte entgegentreten, die dann aus dem Zucker hervorgehen, der ganz oder theilweise weiter umgesetzt ist.

In jedem Falle kann und muss die Physiologie mit den als Function der Kohlensäureassimilation entstehenden, nachweisbaren Producten rechnen, welche für die Ernährung und den Stoffwechsel dieselbe Bedeutung haben, wie die dem Pilze zur Verfügung gestellte organische Nahrung. Natürlich fordert andererseits die Aufhellung der Bildungsgeschichte dieser Nahrung, dass man thunlichst zu präcisiren sucht, was zunächst durch die Thätigkeit der Chloroplasten und was in fernern Processen zu Tage gefördert wird. Bei den mannigfachen Befähigungen und bei dem Zusammenwirken des ganzen Protoplasmaorganismus ist aber schon das eine schwierige Aufgabe. Denn wenn man z. B. auf Grund anderweitiger Erfahrungen für wahrscheinlich erachten wird, dass die Eiweisssynthese nicht direct mit der Kohlensäurezersetzung verknüpft ist, so ist doch andererseits bekannt, dass Kohlenhydrate durch Spaltung von Proteinstoffen entstehen, und es ist desshalb nicht undenkbar, dass der Zucker in den Chloroplasten aus einem zuvor erzeugten Eiweissstoffe hervorgeht. Ferner ist z. B. ebensowohl die Bildung von Oel aus Stärke, als die umgekehrte Verwandlung bekannt und zur Zeit ist nicht entschieden, was von diesen oder anderen Processen in den Chlorophyllkörpern ohne anderweitige Hilfe ausgeführt wird. Wäre z. B. erwiesen, dass die den Chloroplasten innewohnenden Fähigkeiten nur zur Formirung von Stärke aus Zucker ausreichen, so würde daraus folgen, dass Stärkebildung aus Glycerin oder anderen Körpern nur eintritt, weil und indem durch die Thätigkeit des übrigen Protoplasten Zucker geschaffen wird. Jedenfalls aber lehrt die empirische Erfahrung, dass viele chlorophyllfreie und chlorophyllführende Chromatophoren aus zugeführtem Zucker Stärke zu bilden vermögen (§ 53, 55), die überhaupt als unlöslicher Körper auf Kosten eines anderen Assimilates entstehen und wachsen muss, also schon desshalb nicht das erste Product der Kohlensäureassimilation sein kann.

Die empirischen Erfahrungen entsprechen durchaus dem, was man nach den obigen Auseinandersetzungen erwarten muss. So tritt wohl in vielen, aber durchaus nicht in allen Pflanzen die Stärke als ein Assimilationsproduct auf, das in den Chloroplasten von manchen Pflanzen sehr bald nach Beginn der Kohlensäurezersetzung, in anderen aber erst erscheint, nachdem zuvor eine geringe oder grössere Menge von Zucker angehäuft ist, dessen Ansammlung nicht in allen Fällen zur Bildung von Stärke führt (§ 55). An Stelle der Stärke scheint in einzelnen Pflanzen ein gewisses Quantum von Oel zu entstehen, und vielfach werden in den Blättern, in Abhängigkeit von der Kohlensäurezersetzung, resp.

von den entstehenden Producten Proteinstoffe erzeugt (§ 72), die dann neben Stärke, Zucker u. s. w. zu den wahrnehmbaren Assimilationsproducten zählen.

Als nähere Assimilate sind alle Körper anzusprechen, die als eine Function der Kohlensäureverarbeitung entstehen und die als plastische Stoffe dauernd auswandern, um allen übrigen Theilen der Pflanze die gewonnene organische Nahrung zuzuführen. Demgemäss schwinden mit der Suspendirung der Kohlensäureassimilation Stärke, Zucker und die anderen Assimilate, um nach der Wiederaufnahme einer genügenden Assimilationsthätigkeit von neuem aufzutreten.

Dieser Wechsel wurde zuerst in kritischer Weise für die leicht nachweisbare Stärke verfolgt und richtig interpretirt von Sachs[1]), der zeigte, dass nach Entziehung des Lichtes die chlorophyllführenden Zellen nach 24 Stunden oder erst nach längerer Zeit ihre Stärke verlieren, die bei Beleuchtung von neuem in den Chloroplasten gebildet wird. Das geschieht aber nur, wie von mir[2]) und von Godlewski[3]) dargethan wurde, wenn der Pflanze Kohlensäure zur Verfügung steht, und das Schwinden der Stärke aus beleuchteten, in kohlensäurefreier Luft befindlichen Pflanzen (Fig. 48) beweist zugleich, dass die Assimilate nicht nur in der Nacht, sondern auch am Tage auswandern. Da nur die direct belichteten Chloroplasten assimiliren und Stärke produciren, so bleiben die ver-



Fig. 48. Apparat zu Culturversuchen in kohlensäurefreier Luft. Die Glasglocke *n* ist luftdicht der abgeschliffenen Glasplatte *r* aufgepasst. Das dem Tubulus angepasste Glasrohr *g* enthält mit Kalilauge getränkte Bimssteinstücke, um die in die Glocke tretende Luft von Kohlensäure zu befreien. Die in der Porzellanschale *s* befindliche Kalilauge hat ferner die durch Athmung der Pflanze und die in dem Boden des Topfes *t* entstehende Kohlensäure zu absorbiren. Unter Umständen empfiehlt es sich, bei *p* eine Porzellanschale mit oft zu erneuernden Stücken von $CaCl_2$ anzubringen, um die Transspiration der Pflanze zu befördern.



Fig. 49. Blatt nach der angegebenen Methode mit Jod gefärbt.

dunkelten Stellen eines Blattes stärkefrei und man erhält demgemäss bei der nachherigen Behandlung mit Jod blauschwarz gefärbte Namenszüge, wenn durch Bedeckung mit einem entsprechend ausgeschnittenen Stanniolblatt für die localisirte Beleuchtung des Blattes Sorge getragen war (Fig. 49). (Ueber localisirte Kohlensäurezufuhr vgl. § 57.)

In analoger Weise lässt sich die Abhängigkeit der Zuckerproduction von der Kohlensäurezersetzung verfolgen und ebenso folgt aus den § 72 mitzutheilen-

1) Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 368 u. 1864, p. 289. Vgl. p. 291.
2) Pfeffer, Monatsber. d. Berlin. Akad. 1873, p. 784.
3) Godlewski, Flora 1873, p. 382. Ferner Morgen, Bot. Ztg. 1877, p. 553 u. s. w.

den Erfahrungen, dass die Bildung der Proteinstoffe in den Blättern und damit deren Auswandern aus diesen Bildungsstätten von der Assimilation der Kohlensäure abhängig ist[1]).

Eine genügende Abführung und Beseitigung der Producte ist jedenfalls nothwendig, um eine Beeinträchtigung und Sistirung der Assimilation zu verhüten, die durch eine zu grosse Anhäufung unter allen Umständen verursacht wird (§ 55). Dieserhalb darf sich, wie es auch unter normalen Verhältnissen der Fall ist, der Zucker nicht über ein gewisses Maass ansammeln, und neben dem Auswandern dieses dient offenbar die transitorische Formation von Stärke dazu, um das besagte Ziel zu erreichen. Uebrigens wird auch durch die Bildung von Eiweissstoffen, Rohrzucker u. s. w. der Traubenzucker beseitigt und die osmotische Leistung verringert (§ 24), von welcher wesentlich die hemmende Wirkung ausgeht. Damit wird also ermöglicht, dass sich in der Zelle eine grössere Stoffmenge ohne Benachtheiligung der assimilatorischen Thätigkeit sammeln kann.

Kohlenhydrate; Glycoside. Das Vorhandensein und die Vertheilung der Stärke ist schon makroskopisch zu überschauen, wenn man ein Blatt u. s. w. mit Chloralhydrat-Jodlösung[2]) behandelt oder nach zuvorigem Eintauchen in kochendes Wasser mit Alkohol auszieht und dann mit Jodlösung färbt[3]). Bei geeigneter Behandlung können bekanntlich sehr kleine Stärkekörnchen in den Chloroplasten erkannt werden. Thatsächlich vermag die Mehrzahl der Pflanzen in den Chlorophyllkörpern Stärke zu erzeugen, die aber in den Chloroplasten von Allium cepa[4]) nicht, auch nicht bei gesteigerter Assimilation und bei Anhäufung des producirten Zuckers erscheint. Unter solchen Umständen wird dagegen Stärke in den Chloroplasten von Musa, Hemerocallis fulva, Muscari moschatum und vieler anderer Pflanzen gebildet, in welchen dieselbe unter normalen Verhältnissen selten oder gar nicht auftritt, weil es nicht zu der nöthigen Ansammlung von Zucker kommt (§ 55)[5]). Je nach den Eigenschaften der Pflanze wird dann neben der Stärke eine geringere oder grössere Menge von Zucker gefunden, der auch bei dem nichtstärkebildenden Allium das sich ansammelnde Assimilationsproduct ist (vgl. namentlich A. Meyer und Schimper, l. c.).

Vielfach handelt es sich um reducirende Zucker, zumeist wohl um Dextrose

---

1) Aus der Formirung von Eiweissstoffen in den Blättern folgt natürlich nicht, dass dieselben in den Chloroplasten entstehen oder dass sie im allgemeinen das erste Product sind, aus denen erst Kohlenhydrate u. s. w. abgespalten werden. Ebenso erlauben unsere Kenntnisse über das Verhalten von Pyrenoiden und Krystalloiden keinen Schluss. Lit. Schmitz, Chromatophoren d. Algen 1882, p. 150; A. Meyer, Bot. Ztg. 1885, p. 420; Chrapowicki, Bot. Centralblatt 1889, Bd. 39, p. 352; Schimper, Flora 1890, p. 260; Saposchnikoff, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 63, p. 246.

2) Vgl. Zimmermann, Bot. Mikrotechnik 1892, p. 221.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 3. Ferner Sachs, Flora 1862, p. 166; Böhm, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1857, Bd. 22, p. 500.

4) Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 500; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 326. Bei dieser Pflanze wird aber Stärke in den Schliesszellen der Spaltöffnungen u. in der Bündelscheide der Blätter gefunden. Sachs, l. c.; A. Meyer, Bot. Ztg. 1885, p. 456; Rendle, Annals of Botany 1888, Bd. 2, p. 161.

5) Lit. A. Meyer, Bot. Ztg. 1885, p. 451, 467 u. s. w.; Schimper, ebenda p. 786; Nadson, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 42, p. 50; Godlewski, Flora 1877, p. 216.

und Laevulose[1]), doch dürften schliesslich alle die Zuckerarten, welche Speicherungs- und Wanderzwecken dienen, auch als sich ansammelnde Producte der Kohlensäureassimilation vorkommen. Saccharose wurde schon mehrfach erkannt[2]), ausserdem ist Mannit für die Blätter gewisser Oleaceen[3]), Sinistrin[4]) für die Blätter von Yucca filamentosa nachgewiesen. Ob sich Glycoside[5]) bilden, muss dahin gestellt bleiben. Jedenfalls ist aber Gerbstoff, entgegen der Annahme von Westermaier[6]), nicht als ein näheres Product der Assimilation anzusehen und als ein solches kommen anscheinend auch Pentosen[7]) nicht in Betracht.

Ob bei Euglena und einigen anderen Organismen das in chemischer Hinsicht noch unbekannte Paramylon[8]) das nähere Assimilationsproduct ist, bleibt noch zu entscheiden. Ferner lässt sich über das sog. Cyanophycin[9]) und über das sehr problematische Fucosan Hansteen's[10]) nichts sagen.

Oel. Für höhere Pflanzen ist bis dahin fettes Oel nicht als directes Assimilat nachgewiesen, denn in den ziemlich ölreichen Chloroplasten von Strelitzia und anderen Monocotylen wurde bei längerer Verdunkelung keine Abnahme bemerkt[11]). Auch muss noch näher untersucht werden, ob das in Vaucheria sessilis u. s. w.[12]), sowie in vielen Phaeophyceen und Florideen[13]) zum Theil reichlich auftretende Oel wirklich in directer Abhängigkeit von der Kohlensäureassimilation gebildet wird.

Chlorophyll. Aus dem Verbleib des Chlorophylls bei Hemmung der Assimilation folgt sogleich, dass das Chlorophyll nicht, wie Gerland[14]) und Sachsse[15])

---

1) A. Meyer, l. c., p. 467, 480, 487 etc.; Schimper, l. c., p. 779. Brown und Morris, Journal of the Chemical Soc. 1893, p. 660.

2) Z. B. Brown u. Morris, l. c.; Perrey, Compt. rend. 1882, Bd. 94, p. 1124.

3) Vgl. A. Meyer, Bot. Ztg. 1886, p. 145.

4) A. Meyer, Bot. Ztg. 1885, p. 467. Nach Brown u. Morris (l. c. p. 660) handelt es sich hierbei um Inulin.

5) Von Brunner u. Chuard (Bericht d. chem. Gesellsch. 1886, p. 609) ohne wirklichen Beweis angenommen.

6) Westermaier, Sitzungsbericht d. Berlin. Akad. 1885, p. 705. Vgl. G. Kraus, Grundlinien z. Physiol. d. Gerbstoffs 1889, p. 46.

7) Brown u. Morris, l. c., p. 162; de Chalmont, Bericht der chem. Gesellsch. 1894, p. 2722.

8) Lit. Schimper, Jahrbüch. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 199; Schmitz, ebenda 1884, Bd. 15, p. 111; Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1883, Bd. 1, p. 272.

9) Vgl. Palla, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 554.

10) Hansteen, ebenda 1892, Bd. 24, p. 346. Nach Crato (Ber. d. Bot. Ges. 1893, p. 236) handelt es sich um Phloroglucin enthaltende Vacuolen.

11) Holle, Flora 1877, p. 133; Wakker, Jahrb. für wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 474. Demgemäss ist die Annahme von Briosi (Bot. Zeitg. 1873, p. 529) irrig, nach der bei Musa Oel Assimilationsproduct sein soll.

12) Borodin, Bot. Zeitg. 1878, p. 498; Schmitz, Chromatophoren d. Algen 1882, p. 160; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 187; Wakker, ebenda 1888, Bd. 19, p. 474. Ueber Stärke in Vaucheria vgl. Walz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 129; über Glucose Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 779.

13) Hansen, Mittheilg. a. d. zoolog. Station in Neapel 1893, Bd. 11, p. 276, 283; Bruns, Flora 1894, Ergänzungsbd. p. 159. Ueber die zeitweise sich findende sog. Florideenstärke siehe ausserdem Hansen, l. c., p. 285; Golenkin, Algologische Notizen 1894, p. 4 u. Bruns, l. c., p. 177.

14) Gerland, Annal. d. Chem. u. Physik 1871, Bd. 143, p. 640 u. 1873, Bd. 148, p. 99.

15) Sachsse, Chemie u. Physiologie d. Farbstoffe, Kohlenhydrate etc. 1877, p. 64; Phytochem. Unters. 1880, I, p. 3. — Ueber andere derartige Annahmen vgl. Pringsheim, Chlorophyllfunction u. Lichtwirkung 1882, p. 36.

annahmen, das nächste Product der Assimilation ist. Das gleiche gilt natürlich für das Zersetzungsproduct des Chlorophylls, das Chlorophyllan (Hypochlorin p. 297), das Pringsheim[1]) irriger Weise als das erste Product ansprach. Uebrigens ergaben die Versuche, welche ich durch Dr. Hilburg[2]) anstellen liess, dass die Menge des sog. Hypochlorins in kohlensäurefreier Luft nicht abnimmt.

Das fast momentane Beginnen und Aufhören der Bewegung der Bacterien, sowie der Ausscheidung von Gasblasen (§ 52) beweist, dass die Sauerstoffproduction sogleich mit der Beleuchtung beginnt und mit der Entziehung des Lichtes sofort zum Stillstand kommt. Offenbar wird aber der ganze Assimilationsact schnell durchlaufen, da in den Versuchen von G. Kraus[3]) eine entstärkte Spirogyra am Licht schon in 5 Minuten eine nachweisbare Menge von Stärke bildete. Wenn diese dagegen bei anderen Pflanzen erst einige Stunden nach der Belichtung erkennbar wird, so ist dieses sicherlich die Folge davon, dass die Stärke vielfach erst secundär, d. h. nach einer gewissen Anhäufung des primären Assimilates formirt wird.

In welcher Weise und in welchem Acte des Assimilationsprocesses der Sauerstoff in Freiheit gesetzt wird, ist nicht bekannt. Jedoch geht aus den soeben angedeuteten Erfahrungen und anderen Versuchen mit Sicherheit hervor, dass der entstehende und der secernirte Sauerstoff sich durchaus wie neutraler Sauerstoff verhalten, dass also der Sauerstoff weder extracellular, noch intracellular activirt ist und dass er sich nicht, wie Pringsheim ohne zureichenden Grund annahm, erst extracellular aus einer ausgeschiedenen Verbindung entwickelt[4]). Zugleich ergiebt sich aus dem Gesagten, dass der Sauerstoff schnell diosmirt und dass innerhalb der Zelle eine zu einer Nachwirkung führende Aufspeicherung von Sauerstoff nicht stattfindet.

In dem Assimilationsprocess (also nach Abzug des Athmungsgaswechsels) scheint zumeist etwas mehr Sauerstoff zu entstehen, als es bei einer glatten Umsetzung zu Kohlenhydraten der Fall sein würde [$6CO_2 + 6H_2O = O_{12} + C_6H_{12}O_6$ (Glucose)]. Doch spricht dieses in keiner Weise dagegen, dass Kohlenhydrate das Assimilationsproduct sind. Denn der resultirende Gasaustausch würde z. B. ein solches Plus ergeben, wenn in dem übrigen Stoffwechsel dauernd etwas organische Säure entsteht, die am Lichte immer wieder in der in § 56 geschilderten Weise unter Sauerstoffproduction zerfällt. Die ferneren Umsetzungen bringen es auch mit sich, dass das zunächst entstehende Product nicht intact erhalten bleibt, und es kann desshalb kein bestimmter Schluss in Bezug auf das erste Assimilat daraus gezogen werden, dass z. B. Saposchnikoff[5]) in den Blättern von Helianthus annuus nur 64—87 Proc. des mit der Kohlensäure assimilirten Kohlenstoffs in Form von Kohlenhydraten vorfand.

---

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 288.

2) Pfeffer, Physiolog. I. Aufl., I. Bd., p. 195.

3) G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 511. Derartige Versuche mit Spirogyra wurden schon früher angestellt von Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 34.

4) Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 449, 479. In § 101 ist die Condensation von Sauerstoff durch gewisse Bacterien behandelt.

5) Saposchnikoff, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1890, p. 241. — Ueber ähnliche Versuche von Menze vgl. die Kritik von A. Meyer in Bot. Ztg. 1888, p. 465.

Wie zahlreiche Untersuchungen Boussingault's [1]) und anderer Forscher [2]) ergaben, wird durch die Assimilationsthätigkeit das Gesammtvolumen des umgebenden Gasgemisches gewöhnlich nicht ansehnlich, jedoch öfters in merklicher Weise geändert. Nach Bonnier und Mangin [3]) und den sich anschliessenden [4]) Studien pflegt der Regel nach der producirte Sauerstoff das Volumen der zersetzten Kohlensäure merklich zu übertreffen. Da aber in der Athmung das umgekehrte Verhältniss üblich ist, so ergiebt sich als Resultante eine mehr oder minder vollkommene Compensation. So liessen z. B. nach Bonnier und Mangin die assimilirenden Blätter von Epheu das Gesammtvolumen unverändert, obgleich factisch in der Assimilation für 100 ccm zersetzte Kohlensäure 108 ccm Sauerstoff entstanden, weil gleichzeitig in der Athmung 100 ccm Kohlensäure für 86 ccm verbrauchten Sauerstoff gebildet wurden. (Vgl. § 96.)

Nach allen bisherigen Untersuchungen ist Sauerstoff das einzige gasförmige Product der Assimilation. Natürlich treten aber unter Umständen die in der Pflanze vorhandenen Gase aus und dieser Quelle entstammt offenbar die Zunahme von Stickstoff in der umgebenden Luft, die Saussure [5]) beobachtete. Demgemäss nimmt in dem von assimilirenden submersen Pflanzen ausgeschiedenen Gas der Stickstoffgehalt mit Fortdauer des Versuches mehr und mehr ab, wenn die Zufuhr von Stickstoff zu dem umgebenden Wasser verhindert ist [6]). Dass Kohlenoxyd und Kohlenwasserstoffe nicht entstehen, wurde speciell von Cloez [7]) und namentlich von Corenwinder [8]) dargethan.

§ 55. Beeinflussung der Assimilationsthätigkeit durch die Producte.

Die Fortschaffung der Assimilate, durch welche die erzeugte Nahrung allen Theilen der Pflanze nutzbar wird, vollzieht sich durchaus nach den in Kap. X zu behandelnden Principien. Da wir aber auf Einzelheiten nicht eingehen können, so müssen wir uns mit dem Hinweis begnügen, dass die Assimilate sich im allgemeinen durch die verbindenden Zellen nach den benachbarten Leitbündeln bewegen, um dann die Siebtheile und die angrenzenden Parenchyme (Leitscheide, Nervenparenchym) als die gut leitenden Bahnen zu benutzen, auf welchen Zucker,

1) Boussingault, Agronom., Chim. agricol. etc. 1868, Bd. 4, p. 286; 1864, Bd. 3, p. 378.

2) Z. B. Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Instituts zu Würzburg 1871, Bd. I, p. 86; Godlewski, ebenda 1873, Bd. I, p. 343; Holle, Flora 1877, p. 187.

3) Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1886, VII. sér., Bd. 3, p. 4. — Die Methoden zur Ermittelung der Athmungsgrösse sind in dieser Schrift, ferner bei Jumelle nachzusehen. Vgl. auch § 56.

4) Jumelle, Revue général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 64 (Flechten); Bastit, ebenda 1891, Bd. 3, p. 521 (Moose). Ueber Crassulaceen etc. siehe § 56. Ueber die Erfolge bei langer Vegetationszeit siehe Th. Schloesing, Compt. rend. 1893, Bd. 117, p. 756.

5) Saussure, Réch. chimiqu. 1804, p. 42.

6) Cloez u. Gratiolet, Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III. sér., Bd. 32, p. 57. Vgl. auch Boussingault, Agronom. Chim. etc. 1864, Bd. 3, p. 271.

7) Cloez, Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV. sér., Bd. 20, p. 180.

8) Corenwinder, Compt. rend. 1865, Bd. 60, p. 120.

Stärke, Eiweissstoffe u. s. w. auf weite Strecken translocirt werden[1]). Diese Fortschaffung wird hier, wie allgemein durch den Verbrauch und den Umsatz regulirt und sobald die Bedingungen für die Fortleitung aufhören, sammeln sich die Assimilate und ihre Umwandlungsproducte in den Leitbahnen und in den assimilirenden Zellen. Durch eine zu weit gehende Anhäufung der Producte wird aber in allen Fällen die fernere Thätigkeit und Production und somit auch die Kohlensäureassimilation verlangsamt und endlich sistirt (§ 93).

In der That beobachtete schon Boussingault[2]) beiläufig, dass die Kohlensäurezersetzung bei energischer Assimilation in einem allmählich abgeschnittenen Blatte abnimmt. Näher wurde dann dieser Vorgang von Saposchnikoff[3]) verfolgt, der zugleich nachwies, dass die Menge der Assimilate (Zucker, Stärke, auch Eiweissstoffe) in dem isolirten Blatte von Vitis immer nur bis zu einem bestimmten Grenzwerth gesteigert werden kann. Wie in anderen Regulationsvorgängen wirkt hier die angesammelte Menge nicht nur mechanisch, sondern auch als Reiz auf die Chloroplasten. Letzteres ergiebt sich unmittebar aus den Beobachtungen Ewart's[4]), dass die Chloroplasten die Fähigkeit zur Kohlensäurezersetzung in wiederherstellbarer Weise verlieren, wenn die Anhäufung der Assimilitationsproducte längere Zeit anhält (vgl. § 58).

Auf diese Weise wird unter normalen Verhältnissen und Vegetationsbedingungen eine nennenswerthe Störung der Assimilationsthätigkeit nicht herbeigeführt. Denn das dauernde Auswandern der Producte sorgt dafür, dass während des Tages keine zu weit gehende Anhäufung der Assimilate eintritt. Während einer warmen Nacht aber schwinden bei vielen Pflanzen Stärke (oder Zucker) ganz oder fast ganz, so dass die bei Sonnenaufgang gesammelten Blätter weniger Kohlenhydrate besitzen, als die am Abend gepflückten[5]). Im allgemeinen wird so eine gewisse Periodicität in der Wanderungsthätigkeit verursacht, die übrigens Tag und Nacht fortdauert (§ 54)[6]).

Natürlich ist der Verlauf und das Resultat dieser Vorgänge im hohen Grade von den obwaltenden Verhältnissen und den äusseren Bedingungen abhängig, die ebensowohl die Production als auch die Wanderung direct und indirect beeinflussen. Denn die Wanderung wird immer durch den Bedarf, also durch die Gesammtthätigkeit regulirt, welche durch die Fortschaffung wiederum auf die Thätigkeit der Chloroplasten zurückwirkt. In jedem einzelnen Falle muss also präcisirt

1) Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 756; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 79; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1884, p. 184 u. Bericht d. Bot. Gesellsch. 1886, p. 206. Ueber die wandernden Stoffe siehe auch Brown und Morris, Journal of the Chemical Society 1893, p. 671. (Vgl. Kap. X.)

2) Boussingault, Agron., Chim. agricol. etc. 1868, Bd. 4, p. 312.

3) Saposchnikoff, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1890, p. 238; 1891, p. 298; 1893, p. 391; Bot. Centralbl. 1895, Bd. 63, p. 246. — Ueber die langsame Entleerung der abgeschnittenen Blätter vgl. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 11; Saposchnikoff, l. c. 1890, p. 235. — Ueber den Einfluss d. Ringelung auf die Entleerung, Cuboni, Bot. Centralbl. 1885, Bd. 22, p. 48.

4) Ewart, Journal of the Linnean Society 1896, Bd. 31, p. 429.

5) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 7; Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 809.

6) Saposchnikoff, Bericht der Bot. Gesellsch. 1890, p. 235; Costerus, Annal. d. Jard. botan. d. Buitzenzorg 1894, Bd. 12, p. 73. — Vgl. auch Mer, Beihefte zum Bot. Centralbl. 1891, Bd. I, p. 184.

werden, welche Factoren maassgebend eingriffen und wenn z. B. gefunden wird, dass bei Zufuhr von Chlornatrium oder anderen Körpern der Gehalt an Stärke in gewissen Pflanzen zunimmt, in anderen aber abnimmt[1]), so liegt darin durchaus kein Widerspruch, da es sich um verwickelte Resultanten handelt. Uebrigens influiren Temperatur, Sauerstoff[2]) und Wassermangel u. s. w. im allgemeinen so, wie man es nach der Beeinflussung aller Thätigkeit durch diese Factoren erwarten muss (vgl. § 58).

Die Ausgiebigkeit der Assimilation wird selbstverständlich nicht durch die Zunahme des Trockengewichts eines Blattes bemessen, in dem ja nur das verbleibt, was nicht auswandert und was nicht durch die Athmung consumirt wird. Durch diese wird bei normaler Temperatur ungefähr der 10.—40. Theil von dem zerstört, was ein Blatt bei günstiger Beleuchtung producirt[3]). In Folge dieses dauernden Verbrauches tritt sogar in einem isolirten Blatte nur bei sehr energischer Assimilation eine solche Anfüllung mit Assimilaten ein, dass die Kohlensäurezersetzung zum Stillstand kommt.

Unter Berücksichtigung der Athmungsthätigkeit assimiliren z. B. nach den Versuchen von Kreusler[4]) die Blätter von Rubus fruticosus in einer 0,3 Proc. Kohlensäure enthaltenden Atmosphäre bei elektrischer Beleuchtung (= gemässigtem Tageslicht) so, dass von 1 qm Blattfläche 2,5 g Kohlensäure (entsprechend einer Production von 1,54 g Stärke) zersetzt werden. Die Bestimmung der zersetzten Kohlensäure gewährt jedenfalls ein exacteres Maass für die Energie der Assimilation, als die Controle der Zunahme des Trockengewichts. Diese erlaubt indess annähernde Bestimmungen, obgleich man die ausgewanderte Stoffmenge nur abschätzen kann.

In der zuletzt angedeuteten Weise verfuhr Sachs[5]), indem er aus einem grösseren, zuvor verdunkelten Blatte ein 200—1400 qcm grosses Stück und nach der Insolation das gleichgrosse symmetrisch gelegene Stück ausschnitt. Nachdem beide Stücke in Wasserdampf getödtet und dann getrocknet waren, ergab die Gewichtsdifferenz die im Blatte verbliebene Menge der assimilirten Substanz. Ohne auf die Calculation der ausgewanderten Masse einzugehen, bemerke ich, dass sich als assimilirte Stoffmenge für 1 Stunde und für 1 qm Blattfläche ergab: für Helianthus annuus 1,8 g und für Cucurbita pepo 1,5 g. Eine kräftige Sonnenrose mit 145 Blättern, deren Gesammtfläche 1,5 qm beträgt, würde demgemäss in 15 Tagesstunden 36 g Assimilat gewinnen. Diese Grösse stellt sich für eine Pflanze von Cucurbita mit 116 Blättern von 7,3 qm Oberfläche auf 185 g. Eine solche Productionsthätigkeit ist aber auch nöthig, um die in einer Pflanze im Laufe eines Sommers aufgespeicherte Substanz zu schaffen, die sich bei einer kräftigen Sonnenrose auf etwa 2 kg belaufen mag. Eine weit ansehnlichere Gesammtproduction wird bei Bäumen durch die Grösse

1) Lit. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 291; Nadson, Bot. Centralblatt 1890, Bd. 42, p. 48; Lesage, Compt. rend. 1891, Bd. 112, p. 672, 891; Klebs, Bot. Zeitung 1891, p. 809; Schimper, Indo-Malayische Strandflora 1891, p. 26; Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 394; Richter, Flora 1892, p. 35; Stahl, Bot. Zeitg. 1894, p. 133.

2) Wortmann, Bot. Ztg. 1890, p. 662.

3) Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 952 (vgl. § 95).

4) Kreusler, l. c., p. 951.

5) Sachs, Arbeit. des Bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 1. Siehe auch Brown u. Morris, Journal of the Chemic. Soc. 1893, p. 624.

der gesammten wirksamen Blattfläche ermöglicht, die nach einer annähernden Berechnung etwa 320 qm bei einem kleinen Baume von Aesculus hippocastanum betrug, der 8,5 m hoch war und ungefähr 8000 Blätter besass.

Für die Ausnutzung im Betriebsstoffwechsel ist es zwar ohne Belang, auf welchem Wege der Zucker u. s. w. gewonnen wird (§ 50), doch folgt daraus nicht, dass ein Blatt durch die von anderen Blättern zugeführte Nahrung ebenso gut ernährt wird, wie durch die eigenen Assimilate. Denn mit der Sistirung der normalen Thätigkeit werden abnorme Verhältnisse geschaffen, die in vielen Fällen schädigend wirken, ja zum Absterben von Organen führen. So ist es sehr wohl zu verstehen, dass die beleuchteten Blätter ziemlich bald abzusterben pflegen, wenn ihnen durch Entziehung der Kohlensäure die Möglichkeit genommen wird, die Chlorophyllfunction auszuüben[1]). Der Zustrom von Nährstoffen hängt aber in jedem Falle von der realisirten Activität ab und die ziemlich weitgehende Entwickelung der von Anfang an verdunkelten Laubblätter gewisser Pflanzen[2]) zeigt, dass das Blatt, sofern es entwickelungsfähig ist, auch auf Kosten der zugeleiteten organischen Nahrung leben kann, also nicht allein auf Autoassimilate angewiesen ist.

In diesen Erwägungen kann man nicht erwarten, dass die Autoassimilate grüner Pflanzen durch künstliche Zufuhr organischer Nahrung ersetzbar sein müssen. Durch solche Zufuhr lassen sich sogar parasitische oder saprophytische Pflanzen öfters nicht oder doch nur schwierig ernähren, also Organismen, welche die organische Nahrung normaler Weise von Aussen beziehen. Denn bei diesen, wie bei allen Pflanzen hängt der Erfolg nicht nur von der Qualität der Nahrung, sondern auch von der Aufnahmefähigkeit und manchen anderen Umständen und Eigenthümlichkeiten ab.

Uebrigens ist es mehrfach gelungen, die mit Autoassimilaten lebende Pflanze, wenigstens bis zu einem gewissen Grade künstlich zu ernähren (vgl. § 64, 109) oder doch in ihr durch die Zufuhr von Nahrung die Realisirung einzelner Functionen, wie die Speicherung von Reservestoffen zu erzielen (§ 93). Letzteres lässt sich auch durch Zufuhr von Zucker u. s. w. in den grünen Blättern erreichen, welche dann, analog wie bei der Autoassimilation, grössere oder kleinere Mengen von Zucker speichern und, je nach ihren specifischen Eigenheiten sogleich oder nach gewisser Anhäufung von Zucker in den Chloroplasten Stärke bilden. Die Formation der Stärke ist, wie schon betont, ein von dem Zuckervorrath u. s. w. abhängiger Process, zu welchem auch die nicht ergrünten Chloroplasten, sowie viele nicht chlorophyllbildende Chromatophoren befähigt sind (§ 53, 54). Allen Chromatophoren kommt diese Fähigkeit nicht zu, die auch gewissen Chloroplasten abgeht, in welchen vielleicht das Erscheinen der Stärke durch eine überwiegende Auflösung der Stärke vermindert wird (vgl. § 54, 93).

Nach den vorliegenden Studien scheint die Stärkebildung, soweit dieselbe möglich ist, allgemein durch Zufuhr von Dextrose und Laevulose verursacht zu werden. Nicht so generell scheinen Rohrzucker und Glycerin zu wirken. Andere Körper, z. B. Mannit und Galactose, sollen nur in gewissen Pflanzen, und zwar

1) Vöchting, Bot. Ztg. 1891, p. 113.

2) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 5; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, p. Bd. 27, p. 477. (Mac Dougal vgl. Bot. Ztg. 1897, Ref. p. 161).

gerade in denjenigen die Bildung von Stärke hervorrufen, in welchen diese Körper durch den Assimilationsprocess erzeugt werden[1]). Verschiedene andere Stoffe, z. B. die organischen Säuren, sind bisher nur mit negativem Resultate geprüft worden. Der Erfolg ist indess in allen Fällen von der vielleicht nicht immer realisirten Aufnahme und ausserdem von so mannigfachen Umständen abhängig, dass an den vorliegenden Resultaten im einzelnen vielerlei zu corrigiren und zu erweitern sein wird.

Historisches. Nachdem Böhm[2]) eine Stärkebildung in den Chloroplasten durch Zufuhr von Zucker constatirt hatte, haben namentlich die Studien von A. Meyer[3]), Schimper, Klebs, Laurent u. s. w. zur Erweiterung unserer Kenntnisse und zur Klärung der Sachlage beigetragen.

Methodisches u. s. w. Man erhält solche Stärkebildung leicht, wenn man die im Dunklen oder in kohlensäurefreier Luft entstärkten Objecte (Blätter von Phaseolus, Nicotiana, Moosen; Spirogyra u. s. w.) in eine 10—20 proc. Lösung von Dextrose bringt. In manchen Pflanzen (Moose, Algen) hat schon nach einem Tag, in anderen Fällen aber erst nach einigen Tagen die Bildung der Stärke begonnen, die sich fernerhin zuweilen stark anhäuft. Bei Allium Cepa ist auch auf diesem Wege keine Stärkebildung zu erzielen. (Schimper l. c. p. 787). Natürlich wird der Erfolg durch Zunahme der Concentration nur bis zu einem Optimum gesteigert. Laurent beobachtete z. B. in Kartoffeltrieben Stärkebildung zwischen 2,5 und 15 Proc. Dextrose, nicht aber bei einer Concentration über 20 Proc., bei welcher indess viele andere Pflanzen gut Stärke bilden[4]). So hoch oder sogar höher muss der Zuckergehalt gesteigert werden, um in Iris, Galanthus, d. h. in denjenigen Pflanzen einen Erfolg zu erzielen, die erst nach erheblicher Zuckerspeicherung Stärke bilden (Schimper l. c.). Ist aber der Zucker u. s. w. bis zu diesem Grenzwerth in der Zelle vorhanden, so wird auch schon die durch Plasmolyse mit Kaliumnitrat herbeigeführte Steigerung der Concentration zur Formation von Stärke führen, wie das auch von Böhm (l. c. 1889, p. 200) beobachtet, aber missverstanden wurde.

Uebrigens beweist das Fortbestehen der Plasmolyse bei vielen Pflanzen, dass nur wenig Zucker aufgenommen wird und dass der Zuckergehalt im Innern der Zelle nicht durch die Concentration der angewandten Lösung bemessen wird. Die specifisch ungleiche Aufnahmefähigkeit (§ 16, 17) ist aber in diesem, wie in jedem Falle für den Erfolg von wesentlicher Bedeutung.

Interessant ist, dass auch Glycerin vielfach zur Stärkebildung in Chromatophoren geeignet ist. Eine solche Stärkebildung wurde in reichlicher Weise von A. Meyer (l. c.) freilich nur in den Blättern von Cacalia suaveolens beobachtet, indess erhielten Nadson (l. c.), sowie Acton (l. c.) mit der Mehrzahl der untersuchten Blätter positive Resultate. In Uebereinstimmung mit

---

1) Nach A. Meyer, l. c., p. 130 durch Mannit in Oleaceen; durch Galactose in Sileneen; durch Dulcit in Evonymus europaeus.

2) Böhm, Bot. Ztg. 1883, p. 35; Bot. Centralbl. 1889, Bd. 37, p. 200.

3) A. Meyer, Bot. Ztg. 1886, p. 81. Ferner Schimper, Bot. Zeitg. 1885, p. 737; Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 538 u. Bot. Zeitg. 1891. p. 512; Laurent, Bullet. d. l. Soc. royal d. Bot. d. Belgique 1888, Bd. 26, p. 248; Bokorny Bericht d. Bot. Ges. 1888, p. 116; Versuchsstat. 1889, Bd. 36, p. 240; Saposchnikoff, Bericht d. Bot. Ges. 1889, p. 259; Acton, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 224; Nadson, ebenda 1890, Bd. 42, p. 48 (Bokorny, Biolog. Centralblatt 1897, Bd. 17, p. 1).

4) Weitere Angaben über die Grenzwerthe bei Schimper, Saposchnikoff etc.

Klebs (l. c.) fanden diese Forscher auch, dass verschiedene Algen mit Glycerin viel leichter Stärke bilden, als mit Rohrzucker. Uebrigens scheint dieser nach A. Meyer (l. c.) in die Blätter von Beta ohne zuvorige Inversion aufgenommen zu werden. (Ueber die relativ leichte Aufnahme von Glycerin vgl. § 16, 17.)

Im einzelnen können hier nicht die mit positivem oder negativem Erfolg geprüften Stoffe aufgezählt werden und nur beiläufig sei erwähnt, dass Laurent mit Aepfelsäure, Citronensäure, Pepton, Aceton, verschiedenen Amiden und Glycosiden keine Stärkebildung erhielt. Dagegen sollen nach Bokorny[1]) entstärkte Spirogyren in verdünnten Lösungen von Methylal und von oxymethylensulfonsaurem Natrium (Körper, die leicht Formaldehyd abspalten), sowie von Methylalkohol, jedoch nur bei Beleuchtung, Stärke produciren. Jedenfalls vermisst man in den Mittheilungen die nothwendige Kritik. Sind die Angaben richtig, so folgt daraus aber nicht, dass Formaldehyd das erste Product der Kohlensäureassimilation ist, sowie ja auch die Stärkebildung aus zugeführtem Glycerin oder Zucker nicht erlaubt, diese Körper als erste Assimilate anzusprechen. Uebrigens wird in jedem einzelnen Falle zu ermitteln sein, in wie weit der dargebotene Stoff direct oder erst nach vorbereitenden Umsetzungen im Protoplasten zur Formation von Stärke in den Chloroplasten geeignet ist. Dabei ist zu beachten, dass in gewissen Pilzen aus Ameisensäure und aus Oxymethylen[2]) die gesammten Baustoffe, also auch Kohlenhydrate formirt werden.

§ 56. Kann die Kohlensäure durch andere Verbindungen vertreten werden?

Ausser Kohlensäure ist bis dahin kein Körper bekannt, aus welchem die Pflanze organische Verbindungen auf photosynthetischem Wege producirt. So werden u. a. Kohlenoxyd[3]) und Kohlenwasserstoffgas (Hydrogène protocarboné[4]), nicht verarbeitet, gleichviel ob sie allein oder zugleich mit Kohlensäure dargeboten sind. Dabei ist das für die blutführenden Thiere so überaus giftige Kohlenoxyd für die Pflanze selbst in grösserer Menge kaum, also ungleich weniger schädlich, als die Kohlensäure.

Allerdings wird in Crassulaceen und anderen fleischigen chlorophyllführenden Pflanzen bei Beleuchtung, unter Zersetzung der während der Nacht erzeugten freien Säure (Aepfelsäure, Isoäpfelsäure, Oxalsäure), Sauerstoff und organische Substanz (Stärke u. s. w.) producirt[5]). Jedoch handelt es sich hierbei

1) L. c. 1888 u. 1889, sowie Berichte d. Bot. Ges. 1891, p. 103. Ueber die negativen Versuche mit Formaldehyd, sowie über dessen Giftigkeit vgl. Bokorny, l. c. 1889, p. 236; Laurent, l. c., 1888, p. 17. — Ueber Trioxymethylen vgl. A. Meyer, l. c. 1886, p. 127.

2) Reinke, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Göttingen 1883, Heft 3, p. 33; ebenda Methylal als Pilznahrung.

3) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 208; Boussingault, Agron., Chim. agricol. etc. 1868, Bd. 4, p. 300; Stutzer, Bericht d. chem. Ges. 1876, Bd. 9, p. 1570; Just, Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1882, Bd. 5, p. 79.

4) Boussingault, l. c., p. 300.

5) Lit. Ad. Mayer, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 410; 1878, Bd. 21, p. 277; 1884, Bd. 30, p. 217; 1887, Bd. 34, p. 127. Die Sauerstoffabscheidung fleischiger Pflanzen 1876; G. Kraus, Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze IV, 1884, und Stoffwechsel bei den Crassulaceen 1886 (Separat. a. d. Abhdlg. d. Naturf.-Gesellsch. z. Halle Bd. 16);

wahrscheinlich um die gewöhnliche Assimilation der Kohlensäure, welche entsteht, indem die Beleuchtung die weitere Oxydation der im Dunklen angesammelten freien Säure veranlasst. In der That wird eine solche Oxydation, und zwar unter Entwickelung von Kohlensäure auch in chlorophyllfreien Pflanzen ausgeführt, in welchen freilich das mit dem Tageswechsel sich wiederholende Ansäuren und Entsäuren im allgemeinen nur geringere und theilweise unmerkliche Werthe erreicht. Offenbar liegt aber in principieller Hinsicht die gleiche Erscheinung vor, die speciell in den dickfleischigen Pflanzentheilen, in Anpassung an bestimmte Ziele, weiter ausgebildet ist. Für diese Pflanzen, bei denen der Gasaustausch und insbesondere die Gewinnung von Kohlensäure erschwert ist, hat es ohne Frage Vortheil, dass während der Nacht möglichst wenig Kohlenstoff durch den Athmungsprocess verloren geht[1]. Das ist aber damit erreicht, dass zunächst organische Säuren entstehen, die am Licht allmählich weiter zu Kohlensäure oxydirt werden, welche dann ohne zuvorigen Austritt aus dem Gewebe der Verarbeitung im Chlorophyllapparat anheimfällt.

Freie Aepfelsäure, Oxalsäure u. s. w. werden thatsächlich im Licht bei Gegenwart gewisser Stoffe unter Kohlensäureentwickelung zersetzt[2] und in diesem Sinne wirken auch lebende Pflanzentheile bis zu einem gewissen Grade beschleunigend. Sofern diese chlorophyllführend sind, kann dann im Licht ein gewisses Quantum von Sauerstoff auf Kosten derjenigen organischen Säure entwickelt werden, welche die Pflanze in wässeriger Lösung umgiebt oder die in die Pflanze injicirt ist[3].

Derartige chemische Zertrümmerungen, sowie alle Stoffwechselprocesse, die direct oder indirect durch das Licht veranlasst werden (also auch die Chlorophyllbildung) sind natürlich von den Synthesen zu unterscheiden, in welchen das Licht die betreibende Energie liefert. Wohl möglich aber ist, dass ausser der Kohlensäureassimilation fernerhin noch andere Photosynthesen bekannt werden. Auch ist bis dahin noch nicht näher geprüft, ob speciell im Chlorophyllapparat

H. de Vries, Periodicität im Säuregehalt d. Fettpflanzen 1884 (Separat. a. Mededeelingen d. Akad. in Amsterdam); Warburg, Unters. a. d. Bot. Instit. zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 53; Aubert, Revue général. d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 203 u. Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 16, p. 1; Purjewicz, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 58, p. 368.

1) Vgl. Warburg, l. c.; A. Meyer, l. c. 1887, p. 140.

2) Becquerel, La lumière 1868, Bd. 2, p. 60; Ar. Müller, Einfluss d. Lichtes auf Wasser 1874, p. 25; Ad. Mayer, l. c. 1878, p. 321; de Vries, l. c. 1884, p. 53; Purjewicz, l. c. 1894, p. 371; Wehmer, Bot. Zeitg. 1891, p. 322; Richardson, Bericht der chem. Ges. 1894, Ref. p. 496. — In einer Lösung von Eisenchlorid und von Oxalsäure tritt im Sonnenlicht eine energische Kohlensäureentwickelung ein. Vgl. auch Ostwald, Lehrb. d. allgemeinen Chemie 1893, Bd. II, p. 1031.

3) Warburg, l. c. 1886, p. 112; Mangin, Compt. rend. 1889, Bd. 109, p. 716. — Auf solche Kohlensäureproduction führt sich auch die Zunahme von Trockengewicht zurück, welche Stutzer (Versuchsstation. 1877, Bd. 21, p. 93) bei Darbietung von organischen Säuren beobachtete, wie das von Schmöger (Bericht d. chem. Ges. 1879, Bd. 12, p. 373) dargethan wurde. — Da die Säurezerspaltung an gewisse Bedingungen geknüpft ist, so sind negative Resultate wohl verständlich. Siehe z. B. Ad. Mayer, Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 226. Desshalb ist es auch nicht auffällig, dass nach Wehmer (Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze 1893, I, p. 48), die Bildung von Citronensäure in Citromyces vom Licht nicht merklich beeinflusst wird. Ebenso ändert sich die Säuremenge in todten Pflanzen und in ausgepressten Säften nicht wesentlich. C. Kraus, l. c. 1886, p. 40; A. Mayer, Versuchsstat. 1887, Bd. 34, p. 131.

etwa andere Carbonylverbindungen, wie z. B. $COCl_2$; COS; $CO(NH_2)_2$ in analoger Weise wie die Kohlensäure verarbeitet werden.

Heyne[1]) beobachtet, dass die Blätter von Bryophyllum calycinum in der Nacht einen sauren Geschmack annehmen, den sie am Tage verlieren, und Link fand ähnliches bei einigen Crassulaceen. Ad. Mayer (1875 ff. l. c.) gebührt das Verdienst, diesen Säurewechsel näher verfolgt und mit der Sauerstoffentwickelung in eine freilich directe Beziehung gesetzt zu haben. Durch G. Kraus (l. c. 1884, 1886) wurde dann die allgemeinere Verbreitung dieses z. Th. nur sehr schwachen Säurewechsels dargethan und die Erfahrungen von Warburg (l. c.), dass ein ansehnlicher Säurewechsel nur in chlorophyllführenden Organen eintritt, jedoch ausser den fleischigen Crassulaceen, Cacteen, Mesembryanthemeen auch manchen dünneren Blättern mit stark entwickelter Cuticula zukommt, lassen die schon angedeutete ökologische Bedeutung vermuthen. Der mit dem Säurewechsel verknüpfte Gasaustausch wurde in jüngerer Zeit nochmals von Aubert (l. c.) einer näheren Untersuchung unterzogen.

Die Säure, welche bei den Crassulaceen Isoäpfelsäure[2]), bei den Cacteen Aepfelsäure (Aubert l. c.), bei den Mesembryanthemeen Oxalsäure (Aubert l. c.) ist, wird in dem Stoffwechsel in üblicher Weise bis zu einem gewissen Grenzwerth gebildet (§ 85, 86). Da die Säure in den entsäuerten Pflanzen durch Oxydation entsteht, so wird zunächst keine Kohlensäure exhalirt, bis diese endlich in derselben Weise und in ähnlichem Verhältniss wie bei anderen Pflanzen ausgegeben wird. Dieser schon Saussure[3]) bekannte Gaswechsel beruht also nicht etwa auf einer aussergewöhnlichen Absorption von Kohlensäure, die nach Aufenthalt der Pflanzen über Kalilauge in so geringer Menge vorhanden ist, dass sie nicht für die erhebliche Sauerstoffproduction in Betracht kommt, welche bei Beleuchtung in einer kohlensäurefreien Luft eintritt[4]). Die Einhaltung eines gewissen Grenzwerthes, sowie directe Versuche lehren übrigens, dass die Säureanhäufung durch die specifischen Eigenschaften, aber nicht durch eine unzureichende Zufuhr von Sauerstoff verursacht wird[5]).

Wie in anderen regulatorisch gelenkten Processen (§ 86, 92) hängt die Höhe der Ansäuerung von den äusseren Verhältnissen ab und fällt bei unseren Pflanzen bei hoher Temperatur, sowie bei Beleuchtung geringer aus. Demgemäss nimmt der Säuregehalt ungefähr in gleichem Masse ab, wenn die verdunkelte Pflanze von 15 in 45 C. gebracht (de Vries, Warburg l. c.), als wenn sie dem Lichte exponirt wird. Während aber im ersten Falle CO_2 exhalirt wird, kommt es im zweiten Falle aus den schon besprochenen Gründen zu einer äquivalenten Production von Sauerstoff. In beiden Fällen wird eine Vergrösserung des Gasvolumens herbeigeführt, bis nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes das Verhältniss zwischen CO_2 und O_2 sich ähnlich gestaltet, wie bei anderen assimilirenden, bezw. athmenden Pflanzen. Unter

1) Heyne, Jahrb. d. Gewächskunde v. Sprengel, Schrader u. Link 1819, Heft 2, p. 70. Vgl. G. Kraus, l. c., 1884, p. 14.

2) Ad. Mayer, l. c. 1878, p. 298; G. Kraus, l. c. 1884, p. 24; Aubert, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 16, p. 20, 87. — Nach Berg u. Gerber Rev. général. d. Botan. 1896, Bd. 8, p. 301) sind in Mesembryanthemum neben Oxalsäure auch Aepfelsäure u. Citronensäure enthalten.

3) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 64. Vgl. Warburg, l. c., p. 99.

4) Siehe Ad. Mayer 1878, l. c., p. 284 u. s. w.; Warburg, l. c.; Aubert, Rev. général. l. c., p. 275. Ueber Absorption von CO_2 vgl. § 96.

5) Diese Ansicht vertrat Warburg (l. c. p. 85). Vgl. die Experimente v. Aubert, Annal. d. scienc. naturell., l. c., p. 39.

gleichzeitiger Beachtung der nur allmählichen Bildung und Zerstörung der Säure lassen sich die Veränderungen voraussagen, die sich in der umgebenden Luft je nach den Versuchsbedingungen einstellen müssen [1]).

Fehlt ein absolut sicherer Beweis, so ist es doch nach Allem kaum zweifelhaft, dass die Sauerstoffproduction auf Kosten der organischen Säuren in der besprochenen Weise zu deuten ist. Ferneren Studien wird es aber sicherlich gelingen, die Frage, etwa durch Inactivirung der Chloroplasten definitiv zu erledigen und zu entscheiden, ob die im Zellsaft gespeicherte Säure ohne die directe Mitwirkung der Chloroplasten zu Kohlensäure oxydirt wird. Aus der bevorzugten Zersetzungswirkung der minder brechbaren Strahlen des Spectrums [2]) ist kein bestimmter Schluss zu ziehen. Aber selbst wenn in den Chloroplasten Kohlenhydrate direct aus der Säure producirt werden sollten, würde dieses keine Bestätigung der Annahme Liebig's [3]) sein, welcher in den organischen Säuren die ersten Producte der allmählichen Kohlensäureassimilation vermuthet. Denn die Entstehung der Säure steht mit der Kohlensäurezersetzung in keinem directen Zusammenhang.

Wie ansehnlich der Säurewechsel ist, ergiebt sich u. a. daraus, dass nach G. Kraus (l. c. 1884, p. 19) 1 ccm des ausgepressten Saftes von Bryophyllum nach zuvorigem Aufenthalt der Pflanze im Dunklen 5,5 ccm, nach Aufenthalt der Pflanze im Licht aber nur 0,45 ccm einer Lauge neutralisierte, die 0,001 Proc. Natronhydrat enthielt. Nach Ad. Mayer (l. c. 1878, p. 287) sollen 28 g der angesäuerten Blätter von Bryophyllum in der Sonne auf Kosten der organischen Säure bis 40 ccm Sauerstoff entwickeln. Uebersichtliche Zusammenstellungen sind z. B. bei Warburg (l. c. p. 144) und bei Aubert (Rev. génér. l. c. p. 422) zu finden.

§ 57. Herkunft der Kohlensäure und Einfluss der Kohlensäuremenge.

Der mit der Kohlensäureassimilation verbundene Gasaustausch wird durch die Verhältnisse geregelt, die in den Kapiteln über Gasaustausch und Stoffaufnahme behandelt sind. Auf diese Kapitel kann und muss hier um so mehr verwiesen werden, als in denselben auch die Einrichtungen Berücksichtigungen fanden, die es ermöglichen, dass, wie es sein muss, den assimilirenden Chloroplasten eine genügende Menge von Kohlensäure zugeführt wird, die der Pflanze normaler Weise nur in sehr grosser Verdünnung dargeboten wird.

Diese Eigenschaften und Einrichtungen bringen es auch mit sich, dass das Blatt einer Landpflanze (ebenso ein chlorophyllführender Stengel), fast die Gesammtmenge der zur Verarbeitung kommenden Kohlensäure direct aus der Luft schöpft, also nur sehr wenig von der Wurzel und dem Stengel aus zugeführt erhält [4]). Auf diesem Wege wird nicht einmal genügend Kohlensäure geliefert, um in

1) Beispiele bei Aubert, Revue général., l. c., p. 443, 559.

2) G. Kraus, l. c. 1884, p. 20; 1886, p. 43. — Hiernach sind gegentheilige Angaben anderer Autoren nicht zutreffend.

3) Liebig, Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. Physiol. 1840, p. 26 u. 1876, IX. Aufl., p. 17 u. 31.

4) Der Hauptsache nach erkannt von Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 31.

den entstärkten Chloroplasten eine nachweisbare Production von Stärke zu erzielen. Denn die Bildung von Stärke unterblieb in allen Versuchen Moll's[1]), in welchen sich die Zweige in kohlensäurefreier Luft, die Wurzeln aber in einem humösen, also kohlensäurereichen Boden befanden. Geringe Mengen von Kohlensäure gelangen natürlich, wie schon Saussure durch verschiedene Versuche nachwies, (z. B. durch Sauerstoffausgabe aus dem in einen Glascylinder geführten Zweig) von den Wurzeln aus zu den Blättern[2]) und ohne Frage wird für diese Zuführung die Natur der Pflanze, sowie die Ausgiebigkeit der Transspiration u. s. w. von Bedeutung sein.

Die Cuticula ist aber schon bei mässiger Entwickelung (vgl. § 30) so wenig durchlässig, dass die Blätter der Landpflanzen ohne Mithilfe der Spaltöffnungen nur wenig oder gar nichts von der in der Luft so spärlich vorhandenen Kohlensäure zu gewinnen vermögen. Die assimilatorische Thätigkeit wird also jedes Mal sehr weit herabgedrückt, wenn sich die Spalten im Dienste des Transspirationsschutzes schliessen. Unter diesen Umständen, und ebenso wenn die spaltöffnungsführende Seite eines Blattes mit Fett (1 Theil Wachs mit 3 Theilen Cacaobutter) überzogen ist, unterbleibt zumeist die Stärkebildung gänzlich[3]). Ist aber nur ein Theil des Blattes mit einem solchen Ueberzug versehen, so wird die Kohlensäure hauptsächlich in der Nähe der Eingangspforten mit Beschlag belegt, und demgemäss Stärke allein oder doch hauptsächlich in dem freigelassenen Blatttheil gebildet[4]). Uebrigens hat Blackmann[5]) auch direct gezeigt, dass durch die Cuticula der spaltöffnungsfreien Seite kaum Kohlensäure dringt, während die spaltöffnungführende Seite der langsam darüber streichenden Luft bei energischer Assimilationsthätigkeit fast die gesammte Kohlensäure entzieht[6]).

Indem durch die stetige Luftbewegung fortwährend neue Luftmassen mit der Pflanze in Contact kommen, vermag diese durch die continuirliche Thätigkeit sehr grosse Mengen von Kohlensäure zu gewinnen, obgleich sich von dieser gewöhnlich nur 0,03—0,04 Proc.[7]) in der Atmosphäre finden. Demgemäss enthalten erst 4000 l Luft die 1250 ccm (ca. 2,5 g) CO_2, die bei tüchtiger Assimilation von 1 qm Blattfläche verarbeitet werden (§ 55). Uebrigens ergaben einige Versuche mit 7,5 proc. Natronlauge, dass von 1 qm Oberfläche dieser

1) Moll, Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 329. Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1878, Bd. II, p. 105. — Auch zeigen u. a. Experimente Cailletet's (Compt. rend. 1871, Bd. 73, p. 1476), dass humöser Boden eine zum Fortkommen der Pflanze ausreichende Menge Kohlensäure nicht liefern kann.

2) Saussure, l. c., p. 112, 122; Boussingault, Agronom., Chim. agricol. etc. 1868, Bd. 4, p. 294.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1894, p. 129.

4) Ein ähnliches Resultat erhielt Moll (Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 343), als er einen Theil eines Blattes in kohlensäurefreier Luft hielt.

5) Blackmann, Philosoph. transactions 1895, Bd. 126, p. 556; Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 164. — Aus § 30 ist zu ersehen, dass bei grösserem Kohlensäuregehalt mehr von diesem Gase durch die Cuticula passiren kann, und hierdurch erklärt sich, dass Boussingault (Agronom. etc. 1868, Bd. 4, p. 359) nennenswerthe Aufnahme von Kohlensäure fand. Vgl. auch Stahl, l. c., p. 132.

6) Versuche über die Kohlensäureentnahme aus der vorbeistreichenden Luft wurden u. a. angestellt von Boussingault, Die Landwirthschaft, übers. v. Gräger 1851, II. Aufl., Bd. 1, p. 40; Vogel u. Witwer, Abhandlg. d. Münchener Akad. 1852, Bd. 6, p. 267; Corenwinder, Annal. d. chim. et d. phys. 1858, III. sér., Bd. 54, p. 321.

7) Vgl. Sachsse, Agriculturchemie 1888, p. 10.

Flüssigkeit bei mässig bewegter Luft 5—6 Mal soviel Kohlensäure gebunden wurde. Sofern aber die Kohlensäuretheilchen schnell genug ihren Weg bis zu den Chloroplasten finden, wird durch deren verarbeitende Thätigkeit die Ansammlung der in der Kohlensäure gebotenen Substanz ganz und gar nach den früher (§ 22) entwickelten Principien herbeigeführt und regulirt. In dem gewaltigen Luftmeer ist aber, wie schon betont wurde (§ 51), ein ungeheurer Vorrath von Kohlensäure vorhanden.

In analoger Weise schöpfen die submersen Wasserpflanzen die gelöste Kohlensäure aus dem umgebenden Wasser, dessen Bewegung, wie bei aller Stoffzuführung für die schnelle Versorgung[1]) und auch für die Ausgleichung mit der Luft von Bedeutung ist. Uebrigens ist (bei normaler Temperatur) im Sättigungszustand der Kohlensäuregehalt in Wasser für die Volumeinheit etwas ansehnlicher, als in der Luft, und durch die Bildung von Carbonaten, Bicarbonaten kann das Wasser erheblich mehr disponible Kohlensäure enthalten[2]). Denn der assimilirenden Pflanze steht nicht nur die schon bei dem Stehen an der Luft entweichende Kohlensäure des Calciumbicarbonats zur Verfügung, sondern sie vermag nach Hassak[3]) sich auch 70 Proc. der Kohlensäure des Natriumbicarbonats zu Nutzen zu machen.

Sofern Spalten den Gasverkehr vermitteln, wird dieser natürlich auch dann stark herabgesetzt, wenn die Stomata durch capillar festgehaltenes Wasser unwegsam gemacht sind. Demgemäss zersetzen die unter Wasser getauchten Blätter der Landpflanzen nach dem Benetzen nur wenig Kohlensäure, während sie ansehnlich assimiliren, so lange der Silberglanz die Existenz einer adhärirenden Gasschicht verräth, durch welche der Gasverkehr mit dem Wasser vermittelt wird (§ 29)[4]).

Warum die Sauerstoffproduction zu einer Ausscheidung von Gasblasen führt, ist früher erörtert worden (§ 32). Auch ist es selbstverständlich, dass das austretende und aufgesammelte Gas nie reiner Sauerstoff ist, da sich vor und nach dem Austritt aus der Pflanze je nach Umständen grössere oder kleinere Mengen von Stickstoff und Kohlensäure beimengen. Dem entsprechend wurde in dem aufgesammelten Gase ein Sauerstoffgehalt zwischen 25 und 98 Proc.[5]) gefunden und es ist schon mitgetheilt (§ 54), dass bei Vermeidung von Stickstoffzufuhr der Sauerstoffgehalt mit der Zeit steigt. Da aber die diosmotische Fortführung von Sauerstoff und die Beimischung von anderen Gasen veränderliche Grössen sind, so kann die von der Volumzunahme der Intercellularluft abhängige Zahl der Gasblasen nicht in einem genauen proportionalen Verhältniss zu der Menge des real producirten Sauerstoffs stehen und thatsächlich hört bei zu mässiger Sauerstoffproduction der Blasenstrom ganz auf.

---

1) Vgl. z. B. Fr. Darwin u. Pertz, Proceedings of the Cambridge Philos. Soc. 1896, Vol. IX, p. 76.

2) Näheres Sachsse, Agriculturchemie 1888, p. 9.

3) Hassak, Untersuch. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 471; Weyl, Sitzungsb. d. phys. med. Ges. in Erlangen 1881, 1. Aug. — Vgl. § 23.

4) Böhm, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1872, Bd. 56, Abth. I, p. 169; Nagamatsz, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1887, Bd. 3, p. 389.

5) Siehe z. B. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. v. Röper 1833, Bd. I, p. 102; Daubeny, Philosoph. transactions 1836, Pt. 1, p. 157; Cloez u. Gratiolet, Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III. sér., Bd. 32, p. 51; N. J. C. Müller, Jahrbüch. für wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 484 u. s. w.

Indess wird durch die Zahl der Gasblasen immerhin ein annährend richtiges Maass für die relative Energie der Assimilation gewonnen. Von den jeweiligen Verhältnissen wird es dabei abhängen, ob die Zahl der Gasblasen mit steigender oder abnehmender Sauerstoffproduction verhältnissmässig zu hoch ausfällt[1]).

Sobald die Chloroplasten nicht soviel Kohlensäure zugeführt erhalten, als sie verarbeiten können, wird natürlich eine Vermehrung des Kohlensäuregehaltes in der Umgebung eine Steigerung der Assimilationsthätigkeit verursachen. Da ein solcher Erfolg in der That durch Vermehrung des Kohlensäuregehaltes der Luft erreicht wird, so folgt zugleich daraus, dass die normale Kohlensäurezufuhr die Arbeitsfähigkeit eines gut beleuchteten Chloroplasten nicht voll zu befriedigen vermag. Weil aber nach Erreichung dieser vollen Befriedigung eine weitere Steigerung der Assimilation durch Kohlensäure nicht möglich ist, weil ferner die Kohlensäure nach Erreichung einer gewissen Dichte schädlich auf die Pflanze einwirkt[2]), so muss bei einem gewissen Kohlensäuregehalt die ausgiebigste Assimilation stattfinden. Dieses Optimum ist nicht nur specifisch, sondern auch bei derselben Pflanze je nach den obwaltenden Bedingungen verschieden. Denn auf den Verlauf der Kurve muss ebensowohl die Intensität der Beleuchtung, als auch die Wegsamkeit für Kohlensäure Einfluss haben. So ist es einleuchtend, dass z. B. durch eine Vermehrung des Kohlensäuregehaltes der Luft eine grössere Steigerung der Assimilation herbeigeführt werden muss, wenn die Versorgung der Chloroplasten mit Kohlensäure durch den Schluss der Stomata erschwert ist. Unter normalen Verhältnissen wird übrigens im allgemeinen, wie es auch der Versuch gezeigt hat, eine geringe Zunahme des Kohlensäuregehaltes der Luft die Assimilation am ansehnlichsten beschleunigen.

Aus den Versuchen von Kreusler[3]), in welchen mit constantem elektrischen Licht gearbeitet und der Kohlensäuregehalt in einer nicht näher zu beschreibenden Weise constant erhalten wurde, ergaben sich für die Blätter von Rubus, Carpinus, Tropaeolum u. s. w. folgende Mittelwerthe, wobei die Assimilation in gewöhnlicher Luft = 100 gesetzt ist. Ausser dem Kohlensäuregehalt des Gasgemisches ist auch angegeben, um wievielmal mehr Kohlensäure, als in der Luft (der Gehalt dieser = 1) vorhanden war.

Kohlensäuregehalt		Assimilation
In Proc.	Luft = 1	
0,03	1	100
0,06	2	127
0,11	3,5	185
0,56	17	209
7,26	220	230
14,52	440	266 (?)

Hiernach dürfte das Optimum etwa bei 10 Proc. Kohlensäure liegen und

1) Einige Bemerkungen bei Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 52; Reinke, Bot. Ztg. 1884, p. 24.

2) Grischow, Unters. über d. Athmung 1819, p. 33; Boussingault, Agronomie, Chim. agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 286 u. s. w.

3) Kreusler, Landwirthschaftl. Jahrbüch. 1885, Bd. 14, p. 951.

in den Keimlingen von Gingko biloba[1]) und nur in einem Theile der Keimpflanzen von Larix und Thuja gebildet wird[2]).

Die Bildung des Chlorophylls ist also nicht generell an Beleuchtung gekettet, und man darf annehmen, dass dessen Entstehung auch im Dunklen angestrebt, aber durch die mit dem Lichtabschluss sich einstellenden pathologischen Verhältnisse verhindert wird. Für diese Deutung spricht entschieden, dass in manchen Pflanzen nach der Entziehung des Lichtes schon nach wenigen Tagen ein Abblassen und ein Entfärben der Chloroplasten eintritt, während andere Pflanzen, wie Cacteen und auch die Coniferen widerstandsfähiger sind und oft mehr als einen Monat im Dunklen die grüne Farbe bewahren[3]).

Nach Analogie anderer vitaler Vorgänge tritt das Ergrünen am schnellsten bei einer gewissen Helligkeit und zwar zuerst bei einem Licht mittlerer Intensität ein[4]). Wie aber das Lebendige sich überhaupt nur im Wechsel erhält, so dürfte sich, besonders bei intensiverem Licht, Zerstörung und Neubildung des Chlorophylls dauernd abspielen, wofür in der That eine Reihe von Beobachtungen sprechen[5]). Naturgemäss darf man aber aus dem Verhalten von Chlorophylllösungen oder auf Grund von extremen Lichtwirkungen nicht schlechthin auf die normalen Verhältnisse schliessen. Wenn also Pringsheim[6]) durch concentrirtes Sonnenlicht eine völlige Zerstörung des Clorophylls in Chloroplasten erzielte, so lehrt schon das fernere Farblosbleiben unter normalen Bedingungen, dass die Chlorophyllregeneration, falls sie zuvor bestand, ebenfalls aufgehoben worden war.

Nach übereinstimmenden Beobachtungen tritt in allen sichtbaren Strahlen des Spectrums, aber nur in diesen, Ergrünen ein, doch kommt nach Reinke[7]) den Strahlen zwischen B-D die maximale Wirkung zu. Ausgeschlossen ist damit nicht, dass, wie Wiesner[8]) angiebt, bei höherer Lichtintensität den stärker brechbaren Strahlen die höchste Leistung zufällt.

Temperatur. Eine niedrige Temperatur, bei welcher die Pflanze noch

---

1) Molisch, Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1889, Nr. 8.

2) Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 117.

3) Lit. Sachs, Flora 1862, p. 218; Bot. Ztg. 1864, p. 290; Wiesner, Ueber die Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll 1874, p. 49. (Separat a. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 69, Abth. I.); Frank, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 10, p. 230; Reinke, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1893, p. 528.

4) Sachs, Flora 1862, p. 214; Famintzin, Jahrbüch. für wiss. Botan. 1867—68, Bd. 6, p. 47.

5) Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls 1876, p. 21 (Separat a. der Festschrift d. zool. bot. Gesellschaft in Wien); Haberlandt, Unters. über die Winterfärbung ausdauernder Blätter 1876, p. 10 (Separat a. d. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72, Abth. I.); Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 165; Reinke, Bot. Ztg. 1885, p. 133.

6) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 345. — Nach eigenen Beobachtungen an Chara spec. kehrte im Laufe eines Jahres die Chlorophyllbildung in den farblosen Chloroplasten nicht wieder, welche durch längere Einwirkung intensiver Sonne entfärbt worden waren. (Vgl. Ewart, Journal of. Linnean, Soc. 1897, Bd. 31, p. 573.)

7) Reinke, Sitzungsb. der Berlin. Akad. 1893, p. 536. Die Beobachtungen von Gardner, Guillemin, Sachs, sind bei Reinke l. c., p. 529 u. Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 353) mitgetheilt.

8) Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 39; die helotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, p. 194. Anmerkg.

merklich wächst, genügt öfters nicht für die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes, so dass, wie Sachs[1] zeigte, die bei thunlichst minimaler Temperatur entwickelten Pflanzen nicht grün gefärbt sind. Dabei werden die Chloroplasten gebildet und nach Elfving[2]) wird in ihnen durch Licht die Production von Etiolin erheblich vermehrt. Durch anhaltende niedrige Temperatur wird ferner im Vereine mit Beleuchtung die winterliche Verfärbung immergrüner Gewächse veranlasst, die sich z. B. sehr auffällig bei Thuja bemerklich macht[3]. Es kommt diese durch die theilweise Zerstörung des Chlorophylls, im Vereine mit der Ausbildung eines braunen oder anderen Farbstoffs und öfters unter theilweiser Desorganisation der Chloroplasten zu Stande. Hierbei handelt es sich um Veränderungen, die in der günstigen Jahreszeit wieder zurückgehen.

Sauerstoff; Nährstoffe. Im Grossen und Ganzen scheint überhaupt die Ausbildung des Chlorophyllfarbstoffes verhältnissmässig leicht unterdrückt zu werden. Denn nach Correns[4]) wird das Ergrünen schon bei einer verminderten Partiärpressung des Sauerstoffs verhindert, die noch Wachsen und heliotropische Krümmung gestattet. Augenscheinlich haben ungünstige Ernährungsbedingungen öfters eine partielle oder totale Hemmung des Ergrünens zur Folge und dahin zählt auch, dass bei Fehlen von Eisen die Chlorophyllbildung und die normale Gestaltung der Chloroplasten unterbleibt (§ 74).

Andererseits liegt eine selbstregulatorische Vermehrung der Chlorophyllbildung vor, wenn ein Spross von Cuscuta, dem eine Nährpflanze versagt blieb, stärker ergrünt[5]) oder wenn der aus einer farblosen Wurzel hervortreibende Spross im Zusammenhang mit den veränderten inneren Constellationen aus den Chromatophoren Chloroplasten formirt.

Permanente und transitorische Inactivirung. Die Chloroplasten werden bekanntlich im normalen Entwickelungsgang weiterhin vielfach ihrer bisherigen Aufgabe entfremdet und bei der Umgestaltung zu rothen u. s. w. Chromoplasten, bei der Reifung der Früchte, oder bei der herbstlichen Gelbfärbung erlischt mit dem Schwinden des Chlorophylls allmählich die assimilatorische Befähigung[6]). Diese geht ebenso für immer verloren, wenn das Chlorophyll durch Licht irreparabel zerstört wird, während bei der schon erwähnten winterlichen Verfärbung der Chloroplasten die Assimilationsfähigkeit mit der normalen Restauration der Chloroplasten wieder hergestellt wird.

---

1) Sachs, Flora 1864, p. 497. — Die Existenz eines Optimums der Temperatur ist von Wiesner (Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 95) nachgewiesen.

2) Elfving, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. I, p. 495.

3) Beobachtet von Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 375. — Näheres bei Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 166; G. Haberlandt, Ueber die Winterfärbung ausdauernder Blätter 1876, p. 10 (Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72. Abth. 1.)

4) Correns, Flora 1892, p. 11. — Ueber den hemmenden Einfluss durch Anhäufung von Kohlensäure vgl. Böhm, Ueber den Einfluss d. Kohlensäure auf das Ergrünen 1873, p. 14 (Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 58, Abth. I).

5) Peirce, Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 84. — Ueber Begünstigung des Ergrünens durch bessere Zufuhr von organischer Nahrung zu Keimpflanzen siehe Palladin, Bericht d. bot. Gesellsch. 1891, p. 229.

6) Kreusler, Landwirthschaft. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 951; Engelmann, Bot. Ztg. 1881, p. 446. Ueb. andere Formänderungen d. Chloroplasten durch äussere Eingriffe vgl. Klebs, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. 1, p. 268; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 194; Richter, Flora 1892, p. 55.

Eine transitorische Sistirung der assimilatorischen Befähigung wird, wie Ewart[1]) zeigte, mehr oder minder auffällig durch die verschiedensten äusseren Eingriffe und Constellationen veranlasst, die mit der Zeit endlich den Tod herbeiführen. Es handelt sich dabei also um eine Verschiebung der Eigenschaften, die bei unveränderter Farbe und Form, gewissermaassen als Vorläufer des Todes eintritt. Bei rechtzeitiger Unterbrechung gelingt die Wiederherstellung des normalen Zustandes, der je nach Umständen schon in kurzer Zeit oder erst nach längerer Zeit wiedergewonnen wird. In analogem Sinne ist übrigens eine gewisse Erholungszeit ebenso in Bezug auf andere Functionen der Organismen nothwendig. Nach langer Dauer solcher endlich tödtlicher Aussenbedingungen bedarf es u. a. gewisser Zeit, bis die sistirte Protoplasmaströmung und Reizbarkeit wiederkehrt und bis das Wachsthum wiederum das frühere Tempo annimmt.

Eine Abschwächung und endliche Sistirung der Assimilationsfähigkeit konnte Ewart u. a. durch Temperaturextreme, intensive Besonnung, Einwirkung von Giften (Kohlensäure, Aether, Chloroform), Mangel von Sauerstoff, Anhäufung der Assimilate (§ 55) herbeiführen. Wenn z. B. Ilex, Buxus, Prunus u. s. w. nur kurze Zeit bei 0—4 C verweilt hatten, wurde in günstiger Temperatur die Chlorophyllfunction sofort wieder aufgenommen. War aber ein solcher Aufenthalt auf ein bis einige Tage ausgedehnt worden, so erwiesen sich die Chloroplasten zunächst völlig inactiv und eine Sauerstoffproduction war erst zu bemerken, nachdem die Pflanze 1—24 Stunden in günstiger Temperatur zugebracht hatte. Eine permanente Aufhebung der Assimilationsfähigkeit bei Conservirung des Lebens und des Chlorophylls wurde bis dahin nicht beobachtet und ebenso sind zur Zeit keine normal gestalteten Chloroplasten bekannt, die unfähig sind Kohlensäure zu zersetzen (§ 52). Die schon von Boussingault[2]) beobachtete Schwächung der Assimilation durch ein Uebermaass von Kohlensäure, die sog. Asphyxie, bildet nur einen Specialfall dieser transitorischen Inactivirung. Dasselbe gilt für die Aufhebung der Chlorophyllfunction von Moosen und Flechten, die Jumelle[3]) beobachtete und augenscheinlich als eine dauernde Zerstörung der Assimilationsfähigkeit ansah.

Mit Rücksicht auf diese allmähliche Schädigung und ebenso auf die Accommodationen (§ 3) ist es oft schwer oder nicht möglich, eine ganz bestimmte numerische Beziehung zwischen dem Ausmaass der äusseren Einwirkung (insbesondere, wenn es sich um Grenzwerthe handelt) und der Arbeitsthätigkeit der eben veränderlichen Pflanze aufzustellen. Denn bei Herstellung einer nahezu minimalen oder optimalen Temperatur, bei Darbietung der maximalen Dosis eines Giftes u. s. w. werden Kohlensäureassimilation, Wachsthum etc. zunächst geschwächt fortgesetzt, um allmählich, oft erst nach langer Zeit auszuklingen. In folgendem sind also alle Angaben über die Grenzwerthe, die sich auf die zunächst nach dem Wechsel beobachteten Erfolge beziehen, nur als Annäherungswerthe anzusehen. Innerhalb günstiger Bedingungen stellt sich übrigens die

1) Ewart, Journal of Linnean Soc. 1896, Bd. 31, p. 364, 1897, p. 554; Pfeffer, Bericht d. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1896, p. 311.

2) Boussingault, Agron., Chim. agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 287; Pringsheim, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1887, p. 768. Vgl. auch Engelmann, Bot. Ztg. 1888, p. 717.

3) Jumelle, Revue général. d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 261.

assimilatorische Thätigkeit der Chloroplasten schnell auf das den neuen Verhältnissen entsprechende Maass ein.

Ausmaass der Thätigkeit nach den Aussenbedingungen. — Temperatur. Nach allen exacten Studien steigt die Assimilationscurve mit der Temperatur bis zu einem Optimum, das gewöhnlich nicht allzu fern von dem Wachsthumsoptimum zu liegen scheint. Jedenfalls ist es aber für den Nahrungsgewinn durchaus zweckentsprechend, dass, wie es aus der graphischen Darstellung eines concreten Falles (Fig. 50) zu ersehen ist, innerhalb der günstigen Wachsthumstemperaturen eine Veränderung der Wärme nur einen mässigen Einfluss auf die Energie der assimilatorischen Thätigkeit ausübt. Freilich gestaltet sich mit höherer Temperatur das Verhältniss zwischen der photosynthetischen Production und dem Stoffverbrauch in der Athmung immer ungünstiger, da die Athmung bis an die Lebensgrenze dauernd zunimmt. (Untere Curve in Fig. 50 und § 104). Wenn in dem dargestellten Falle die Assimilation bis zuletzt überwiegt, so kommt es doch selbst bei chlorophyllreichen und gut beleuchteten Blättern vor, dass bei oder über 40 C. mehr Kohlensäure producirt, als assimilirt wird[1]). Jedenfalls wird nur dann die wahre Assimilationscurve gewonnen, wenn, wie es bei Kreusler[2]) (und in Fig. 50) geschah, die Athmungsenergie in Rechnung gezogen wird. Frühere Untersuchungen, in welchen das unterblieb[3]), vermögen desshalb kein richtiges Bild von der Lage des Optimums und von dem Verhältnis zwischen Temperatur und Assimilation zu geben.

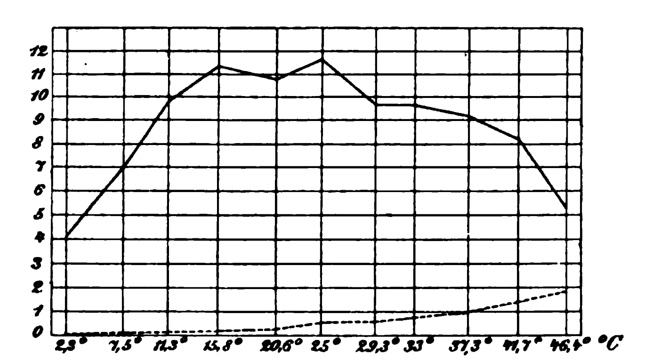


Fig. 50. Assimilation und Athmung für einen beblätterten Zweig von Rubus fruticosus nach Kreusler (l. c. 1887). Während der Assimilation befand sich das Object in einer 0,3 Proc. CO_2 enthaltenden Luft und wurde mit elektrischem Licht (ungefähr = hellem diffusem Tageslicht) beleuchtet. Die obere Curve giebt mit Hinzurechnung der Athmungsthätigkeit an, wieviel Kohlensäure im Assimilationsprocess real verarbeitet wurde.
—— Assimilirte CO_2 } pro 1 Stunde und 1 qdm. Blattfläche.
---- Durch Athmung producirte CO_2 }

Natürlich bietet die Curve specifische Verschiedenheiten und es ist klar, dass Algen, die ihren ganzen Lebenslauf unter 0 abwickeln (Bd. II), auch bei dieser Temperatur gut assimiliren. Doch scheint allgemein der active Chlorophyllapparat beim Abkühlen auf 0 oder einige Grade unter 0 zunächst noch

1) Kreusler, l. c. 1890, p. 668.

2) Kreusler, Landwirthschaftl. Jahrb. 1887, Bd. 16, p. 711; 1888, Bd. 17, p. 161; 1890. Bd. 19, p. 649.

3) Heinrich, Versuchsstationen 1881, Bd. 13, p. 136; Böhm, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1873, Bd. 67, Abth. I; Schützenberger u. Quinquaud, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272; Prjanischnikow Botan. Jahrb. 1876, p. 897. — Ohne Bedeutung ist der Versuch Fauncopret's (Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 334), die Beziehung zwischen Assimilation und Temperatur durch eine einfache Gleichung auszudrücken.

Kohlensäure zu zersetzen[1]; Jumelle[2]) konnte sogar für einige Coniferen und Flechten eine schwache Kohlensäureassimilation bei 30—40 C. unter Null nachweisen, während er keine Athmungsthätigkeit fand. Doch dürfte diese bei mässigen Kältegraden länger anhalten, als die Assimilation, die ohne Frage unter solchen Bedingungen, auch in den von Jumelle benutzten Pflanzen, mit der Zeit ausklingt.

Wassergehalt. Mit dem Schluss der Spaltöffnungen wird, wie schon hervorgehoben wurde, die Zufuhr von Kohlensäure sehr erschwert und damit die Assimilation sehr stark und viel weitergehend herabgedrückt[3], als es durch die zunächst nur schwache Senkung des Turgors der Fall sein würde. Denn bei Moosen und Flechten, bei denen die regulatorisch wirkenden Spaltöffnungen fehlen, hat eine geringe Verminderung des Turgors eine zwar merkliche, aber doch nur mässige Abnahme der Kohlensäureassimilation zur Folge, die erst durch einen sehr weit gehenden Wasserverlust gänzlich aufgehoben wird[4].

In Uebereinstimmung hiermit haben, soweit die unzureichenden Untersuchungen ersehen lassen, verdünnte Salzlösungen einen nur geringen Einfluss auf die Kohlensäureassimilation, und es ist leicht zu constatiren, dass diese auch nach Eintritt der Plasmolyse fortgesetzt wird. Vielleicht wird aber in manchen Pflanzen durch die Fortdauer der Plasmolyse eine Inactivirung der Chloroplasten bewirkt und möglicher Weise wurde desshalb in einigen Studien in den plasmolysirten Pflanzen eine Assimilationsthätigkeit vermisst[5].

Sobald eine Einwirkung allmählich zur Inactivirung führt, muss natürlich, soweit als thunlich, das Verhalten der noch actionsfähigen und der inactivirten Chloroplasten auseinander gehalten werden. Da das bisher nicht geschah, so ist es z. B. zweifelhaft, ob Chloroform oder Aether nur durch Inactivirung oder auch ausserdem hemmend wirken. Bis dahin ist nur die Inactivirung sicher gestellt[6] und in der ungleichen Empfindlichkeit der Pflanzen dürfte die Erklärung liegen, dass Fr. Schwarz[7] durch Chloroform eine Hemmung der Sauerstoffproduction in Wasserpflanzen ohne eine dauernde Schädigung des Organismus nicht erreichen konnte.

---

1) Boussingault, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 10, p. 336; Kreusler, l. c. 1888, p. 168.

2) Jumelle, Revue général. 1892, Bd. 4, p. 263.

3) Vgl. § 58. Ausserdem gasometrische Experimente bei Boussingault, Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 317; Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 951.

4) Jumelle, Revue général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 168, 318; Bastit, ebenda 1891, Bd. 3, p. 521.

5) Leicht zu sehen ist, dass plasmolysirte Algen etc. noch Kohlensäure zersetzen. Alleinige Rücksichtnahme auf Stärkebildung vermag aus den schon § 55 angedeuteten Gründen keinen sichern Aufschluss zu geben. Schon dieserhalb ist aus den Angaben von Meissner (Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 206) nichts zu entnehmen. Auch die Untersuchungen von Weyl (Sitzungsb. d. physikal. medic. Societät zu Erlangen 1. Aug. 1881) geben keinen bestimmten Aufschluss.

6) Ewart l. c.; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1886, VII. sér., Bd. 3, p. 14; Jumelle, Revue général. d. Bot. 1890, Bd. 2, p. 430.

7) Fr. Schwarz, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 102. — Die Beobachtungen von Cl. Bernard (Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, p. 278) lassen nicht erkennen, ob der Erfolg durch Inactivirung erzielt wurde.

Gewiss ist ferner, dass der Sauerstoffmangel allmählich eine Inactivirung herbeiführt, während die actionsfähigen Chlorophyllkörper auch bei Mangel von Sauerstoff assimiliren. Es geht dieses schon aus älteren Versuchen Boussingault's in sauerstofffreien Gasgemischen hervor und wird sehr schön durch die Bacterienmethode erwiesen, da das Aufhören der Bacterienbewegung im Dunklen zugleich das gänzliche Fehlen von Sauerstoff anzeigt. Ein solches Fehlen ist ebenfalls in einer Lösung von Indigoweiss garantirt, welche, wie Beyerinck[1]) beobachtete, die darin befindlichen Pflanzen nicht hindert nach Zutritt des Lichtes Kohlensäure zu assimiliren.

§ 59. Einfluss der Beleuchtung.

So lange als die Kohlensäurezersetzung ist deren Abhängigkeit vom Licht bekannt, mit dessen Entziehung die unablässig thätige Athmung fortdauert (§ 52). Wenn diese überwiegt, wird natürlich die umgebende Luft an Kohlensäure bereichert, jedoch schon bei sehr schwacher Beleuchtung in geringerem Grade als im Dunklen und so darf man annehmen, dass auch das schwächste Licht Kohlensäureassimilation verursacht. Indess tritt aus der Zelle kein Sauerstoff hervor, wenn dieser am Entstehungsort vollständig beschlagnahmt wird und desshalb vermag selbst die so überaus empfindliche Bacterienmethode die letzten Spuren der assimilatorischen Thätigkeit nicht anzuzeigen. Diese ist desshalb auf diese Weise zumeist nicht mehr im Mondlicht zu erkennen, das ungefähr $\frac{1}{600000}$ des Sonnenlichtes ausmacht, während z. B. in der Abenddämmerung[2]) die Sauerstoffproduction mit Hilfe der Bacterienmethode u. s. w. nachweisbar ist.

Athmung und Assimilation halten sich ungefähr das Gleichgewicht, wenn chlorophyllreiche Pflanzentheile sich nur noch im Genusse des 10. bis 40. Theils eines hellen Tageslichtes befinden (§ 55). Jedoch kann dann, wie auch mit der Bacterienmethode zu erkennen ist, aus den chlorophyllreicheren oder besser beleuchteten Zellen (ja sogar aus den verschiedenen Parthieen derselben Zelle) Sauerstoff nach Aussen abgegeben werden, während an anderen Stellen die Sauerstoffaufnahme überwiegt. In analogem Sinne ist gleichzeitig Aufnahme und Ausgabe von Kohlensäure möglich und es hängt nur von den jeweiligen Verhältnissen und Bedingungen ab, ob z. B. ein gut assimilirendes Blatt an gewissen Stellen Kohlensäure ausgiebt[3]). Auffällig ist es auch nicht, dass Pflanzen bei einer Beleuchtung, in welcher die Kohlensäureproduction überwiegt, noch ergrünen oder heliotropisch reagiren.

Es ist übrigens allbekannt, dass in allzu tiefem Schatten nur ungenügend assimilirt wird. Auch in einem Zimmer befinden sich die Pflanzen in ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen. Denn bei einer Aufstellung am Fenster wird höchstens

1) Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 742.

2) Boussingault, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 10, p. 335. Ueber die nordischen Nächte vgl. Curtel, Revue général. d. Bot. 1890, Bd. 2, p. 12.

3) Vgl. Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, Bd. 16, p. 280; Blackmann, Philsoph. transact. 1895, Bd. 186, p. 540, 557.

von der Hälfte der Himmelskugel, also nur halb soviel diffuses Licht zugestrahlt, als an einem freien Standort. Mit der Entfernung vom Fenster nimmt aber bekanntlich die Beleuchtung schnell ab und wenn die Fensteröffnung 2 m hoch und 1,5 m breit ist, so kommt der Pflanze in einer Entfernung von 0,5 m nur 0,3, in einer Entfernung von 2 m vom Fenster nur 0,08 desjenigen diffusen Lichtes zu gute, das ein völlig freier Standort gewährt[1]). Immerhin ist es begreiflich, dass in einem von Sachs[2]) angestellten Versuche eine Keimpflanze von Tropaeolum majus bei einer 7stündigen Morgenbeleuchtung an einem Westfenster zwar kümmerlich vegetirte, aber mit der Zeit doch ein wenig an Trockensubstanz zunahm.

Bei Zunahme der Beleuchtung steigt die Kohlensäurezersetzung proportional zur Intensität (Concentration) des Lichtes, wie seit Wolkoff mehrfach bestätigt wurde. Doch kann jede Steigerung nur bis zu einem Grenzwerthe gehen und dieser wird nach Reinke ungefähr in dem directen Sonnenlicht erreicht. Von da ab wurde trotz 60facher Concentrirung des Lichtes die Zahl der von Elodea canadensis ausgeschiedenen Gasblasen nicht wesentlich verändert und erst bei viel höherer Lichtintensität hatte die Schädigung der Pflanze eine Abnahme der Blasenzahl zur Folge. Damit ist aber nicht entschieden, ob die Chloroplasten die höchste Thätigkeit erreichten oder ob der besagte Verlauf der Curve dadurch bedingt wurde, dass die begrenzte Zufuhr der Kohlensäure den Chloroplasten nicht gestattete, eine höhere Zersetzungsthätigkeit zu entfalten. Somit ist nicht ausgeschlossen, dass bei Elodea oder bei anderen Pflanzen die Assimilationscurve von einem Optimum ab allmählich wieder fällt, sofern das Kohlensäurebedürfniss völlig befriedigt wird. Jedenfalls wird mit Rücksicht auf die § 58 besprochene Inactivirung der Chloroplasten ein solcher Erfolg bei längerer Dauer der Lichtwirkung herauskommen. Natürlich besitzt jede Pflanze specifische Eigenheiten und es ist bekannt, dass manche schattenliebenden Pflanzen schon ein gedämpftes Sonnenlicht nicht auf die Dauer vertragen.

Wolkoff[3]) stellte seine Objecte in verschiedener Entfernung hinter einer beleuchteten Mattscheibe auf, während Reinke[4]) den convergenten und divergenten Strahlenkegel einer Sammellinse benutzte, welcher ihm erlaubte concentrirtes und verdünntes Sonnenlicht in Anwendung zu bringen. Beide Forscher und ebenso v. Tieghem[5]) operirten mit der Methode des Blasenzählens, die für diese vergleichenden Studien offenbar geeigneter ist, als die analytische Bestimmung der in einem Luftgemisch verarbeiteten Kohlensäure. Ueber die in dieser Weise ausgeführten Untersuchungen von N. J. C. Müller[6]) und Famintzin[7]) wolle man die kritische Besprechung bei Reinke (l. c. p. 698) vergleichen. Ausserdem ergaben Studien Kreusler's[8]) Proportionalität zwischen Lichtstärke und Assimilation. Diese Proportionalität gilt natürlich nicht nur für das gemischte Licht, sondern für jede separirte Strahlengruppe,

1) Detlefsen, Arbeit d. Bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. 3, p. 88.
2) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 21.
3) Wolkoff, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 1.
4) Reinke, Bot. Ztg. 1883, p. 713.
5) Van Tieghem, Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 482.
6) N. C. Müller, Bot. Untersuch. 1872, Bd. 1, p. 3 u. 374.
7) Famintzin, Annal. d. scienc. naturell. 1880, VI. sér., Bd. 10, p. 67.
8) Kreusler, Landw. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 952.

wie sich bei dem Gasblasenzählen hinter farbigen Medien und ebenso aus den Untersuchungen Engelmann's ergiebt, die in § 60 Erwähnung finden.

Pringsheim's Schirmtheorie. An eine mathematisch genaue Proportionalität der Kohlensäureassimilation und Lichtintensität ist schon desshalb nicht zu denken, weil mit der Steigerung des Lichtes auch anderweitige Einflüsse auf die Dispositionen und Functionen der Pflanze ausgeübt werden. Andererseits wird, von speciellen Fällen abgesehen, gerade die Kohlensäureproduction im Athmungsprocess nur wenig alterirt, solange das Licht nicht schädigend wirkt (§ 104 u. 56). Pringsheim[1]) steht also im Widerspruch mit den streng empirischen Erfahrungen, wenn er das Gegentheil annimmt, ohne indess maassgebende Belege beizubringen. Denn das von einer Oxydation abhängige Zerstören des Chlorophylls durch intensive und tödtliche Lichtwirkung sagt natürlich (selbst wenn dieses Bleichen mit einer vermehrten Gesammtproduction von Kohlensäure verknüpft sein sollte) über das Verhalten unter normalen Existenzbedingungen ebensowenig etwas aus, wie die Zerstörung der Diastasewirkung oder des Lebens durch extreme Temperaturen. Auf die an sich unrichtige Voraussetzung, das Licht beschleunige die Athmung, baut dann Pringsheim die Hypothese, das Chlorophyll wirke nur wie ein Schirm, der durch Dämpfung des Lichtes die übermässige Kohlensäureproduction verhüte und auf diese Weise ein überwiegendes Hervortreten der Kohlensäurezersetzung ermögliche, die nach unserem Autor in jedem, also auch in einem farblosen Protoplasma durch Lichtstrahlen veranlasst werden soll.

Nun ist an sich nicht wohl zu verstehen, warum z. B. die in tiefem Schatten lebenden Pflanzen in so ausgezeichneter Weise das Chlorophyll ausbilden und warum die Kohlensäurezersetzung nicht schon bei Dämpfung des Lichtes in den Vordergrund tritt. Zudem müsste nach Pringsheim's Auffassung hinter einem Chlorophyllschirm ein Ueberwiegen der Kohlensäurezersetzung eintreten. Thatsächlich athmen aber das farblose Protoplasma, ebenso die Leucoplasten u. s. w. unverändert weiter und lassen keine Kohlensäureassimilation erkennen, wenn man sie dem Lichte exponirt, das ein lebendiges Blatt oder eine Chlorophylllösung passirt hat. Bei Vereinigung dieses grünen Lichtes durch eine Sammellinse lässt sich ferner mit Hilfe der Bacterienmethode zeigen, dass auch in diesem Lichte nur die Chloroplasten, nicht aber das farblose Protoplasma einer Spirogyra u. s. w. Sauerstoff erzeugt[2]).

Durch die hier beigebrachten Thatsachen wird der Pringsheim'schen Auffassung so vollständig der Boden geraubt, dass es nicht nöthig ist auf weitere Argumente einzugehen[3]), die ebenfalls gegen diese Hypothese sprechen.

§ 60. Die Assimilationswirkung der Spectralbezirke.

Von den Strahlen, welche die Sonne unserem Planeten zusendet, bewirken wesentlich nur die unserem Auge sichtbaren die Kohlensäurezersetzung, die in den Purpurbacterien aber gerade von den angrenzenden unsichtbaren ultra-

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 374; Berichte d. bot. Gesellschaft 1886, Bd. 4, p. LXXXIV.

2) Engelmann, Bot. Ztg. 1883, p. 5; Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung im Licht 1894, Fig. 7. (Separat. aus Verhandlg. d. Amsterdamer Akademie).

3) Vgl. z. B. Reinke, Bot. Ztg. 1883, p. 733.

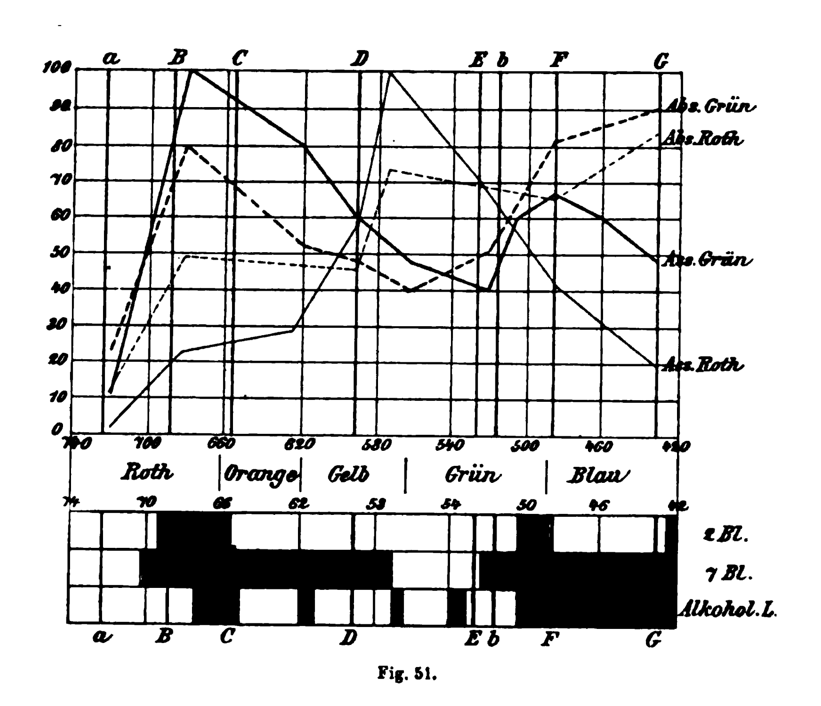


Fig. 51.

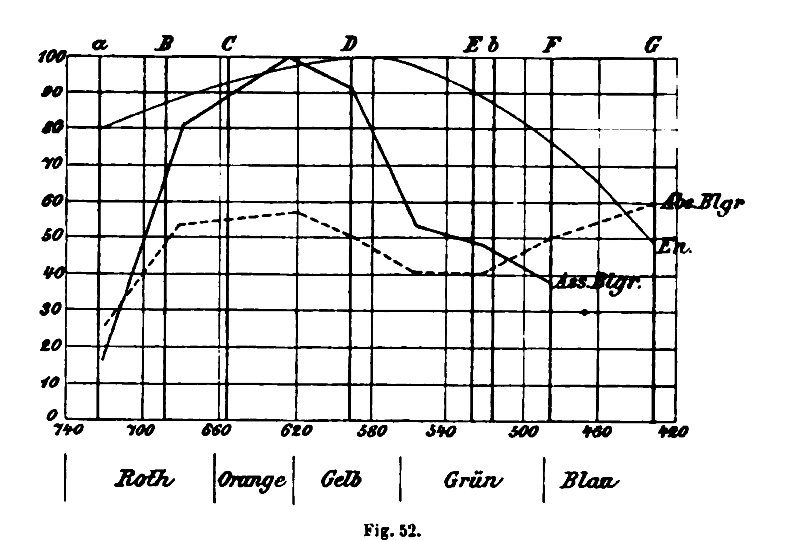


Fig. 52.

Fig. 51 u. 52. Absorptionscurven (Abs.) und primäre Assimilationscurven (Ass.) in Bezug auf das objective Sonnenspectrum nach Engelmann, Bot. Ztg. 1884, Taf. II. Die Ordinate für die maximale assimilatorische Leistung ist = 100 gesetzt. In Fig. 51 sind die Curven für grüne Chloroplasten (Ass. Grün und Abs. Grün) sowie für rothe Algen (Florideen) (Abs. Roth und Ass. Roth) dargestellt. In Fig. 52 beziehen sich Ass. Blgr. und Abs. Blgr. auf blaugrüne Algen (Oscillaria). Dazu ist in der Curve *En.* die Vertheilung der Energie im objectiven Sonnenspectrum nach Langley (Annal. d. chim. et d. phys. 1882, V. sér., Bd. 25, p. 212. Vgl. auch Engelmann, l. c. p. 102) angegeben. — Unter Fig. 51 sind nach Reinke (Bot. Ztg. 1884, p. 59 und Taf. I): 1. das Absorptionsspectrum eines alkoholischen Blätterauszuges (Alkohol. L.); 2. das Absorptionsspectrum von 2 und von 7 Blättern (2 Bl. und 7 Bl.) der Impatiens parviflora dargestellt.

rothen Strahlen am ausgiebigsten verursacht wird. Um aber ein richtiges Bild des assimilatorischen Effectes der ungleich wirksamen Spectralbezirke des Sonnenlichtes zu gewinnen, darf nur die Kohlensäurezersetzung durch die zunächst vom Lichte getroffenen Chloroplasten beachtet werden, da zu allen tiefer gelegenen Chromatophoren ein Licht von wesentlich anderer Zusammensetzung gelangt. Eine solche reine oder primäre Assimilationscurve — so wollen wir sie zum Unterschied von der gemischten (superponirten) oder secundären Curve nennen — wurde annährend im Mikrospectrum mit Hilfe der Bacterienmethode (p. 334) durch Engelmann[1]) ermittelt, an dessen Resultate wir uns im Folgenden zunächst halten.

Die primäre Curve, die Engelmann für die Assimilationsthätigkeit der grünen Pflanzen im objectiven Sonnenspectrum ermittelte, ist in Fig. 51 Ass. Grün graphisch dargestellt. Wie man sieht, fällt das Assimilationsmaximum mit dem Hauptabsorptionsband zwischen *B*—*C* zusammen (Vgl. Curve Abs. Grün sowie die Blatt-, resp. die Chlorophyllspectren in Fig. 51). Auch ist ausserdem eine gewisse Aehnlichkeit zwischen Assimilations- und Absorptionscurve nicht zu verkennen, doch würden die Abweichungen viel ansehnlicher werden, wenn das mehrfach angezweifelte zweite Assimilationsmaximum zwischen *F*—*G* nicht existirte.

Für die durch Phycoerythrin roth gefärbten Chloroplasten der Florideen (Callithamnion, Ceramium vgl. § 53) ist das Assimilationsmaximum bis hinter *D* verschoben und eine bevorzugte Wirkung der Strahlen zwischen *B*—*C* ist nicht mehr zu erkennen (Fig. 51 Ass. Roth). Eine nicht ganz so weitgehende Verschiebung der Curve ist auch in den durch Phycocyan (§ 53) blaugrün gefärbten Algen (Oscillaria, Nostoc) eingetreten (Fig. 52 Ass. Blgr.). Uebrigens hat in beiden Fällen die Absorptionscurve (Abs. Roth und Abs. Blgr.) eine, allerdings nicht ganz übereinstimmende Veränderung erfahren.

In den Purpurbacterien, die ohne den Besitz von Chlorophyll in mässiger Weise Sauerstoff produciren (§ 52), wird die stärkste Assimilation durch die ultrarothen Strahlen von 800 bis 900 $\mu\mu$ Wellenlänge verursacht (1 $\mu\mu = 0{,}001\ \mu$). Schon bei 1000 $\mu\mu$ vermochte Engelmann (l. c. 1888) eine Sauerstoffproduction nicht mehr zu bemerken und so erklärt sich, dass in diesen Bacterien nicht die von einem Ofen ausgehenden, wohl aber die durch eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff passirenden Strahlen Assimilationsthätigkeit hervorrufen, während grüne Pflanzen hinter dieser Jodlösung ebensoviel Kohlensäure bilden, als im Dunklen[2]). Von dem erwähnten Maximum ab fällt die Assimilationscurve nach Blau hin, um in diesem auszuklingen, obgleich gerade hier die Absorption den maximalen Werth erreicht. Sehr genau hat indess Engelmann die Assimilationscurve nicht ermittelt und so muss es dahin gestellt bleiben, ob das sichtbare Roth, in Uebereinstimmung mit der schwachen Absorption, eine nur geringe Sauerstoffproduction hervorruft. Uebrigens ist schon früher (§ 52) darauf hingewiesen, dass man die Studien über diese Purpurbacterien nicht als abgeschlossen betrachten darf.

1) Engelmann, Bot. Ztg. 1882, p. 419; 1883, p. 1; 1884, p. 80; 1886, p. 64; 1887, p. 393; Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Zellen 1894. (Separat. a. Verhdlg. d. Amsterdamer Akademie.)

2) Pfeffer, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 41.

Die hinter einer Chlorophyllschicht befindlichen grünen Chloroplasten — wir wollen uns auf die Exemplificirung an diesen beschränken —, arbeiten aber wie hinter einem farbigen Schirme, also in einem anders zusammengesetzten Licht. Da nun gerade die wirksamsten Strahlen zwischen *B—C* zwei- bis viermal so stark ausgelöscht werden als die gelben, so kommt schon hinter einer dünnen Chlorophyllschicht an der Stelle dieses Hauptabsorptionsbandes (vgl. Fig. 51) ein Assimilationsminimum zu Stande[1]). Thatsächlich genügt schon die Einschaltung einer einzelnen Chlorophyllschicht, um das Maximum der Assimilationscurve nach $D\frac{1}{2}E$, also bis in die Nähe von Grün zu verlegen. Denn an dieser Stelle wurde von Engelmann (l. c.) mit Hilfe der Bacterienmethode im Mikrospectrum das Maximum da gefunden, als die Beobachtung an der von der Lichtquelle abgewandten Seite eines starken Fadens einer Cladophora vorgenommen wurde, während die Beobachtung an der direct beleuchteten Seite das Maximum bei *B—C* ergab. Dieser und anderer Umstände halber (ich erwähne nur den nicht streng localisirten Sauerstoffaustritt) ist auch mit der trefflichen Bacterienmethode immer nur eine annähernd richtige Bestimmung der Assimilationscurve möglich, und es ist wohl zu verstehen, dass widersprechende Resultate erhalten wurden.

Mit dem Vordringen des Sonnenlichtes in ein Blatt ändert sich von Schicht zu Schicht mit der Zusammensetzung des Lichtes auch die Assimilationscurve und die assimilatorische Gesammtleistung. Die für die Gesammtleistung resultirende secundäre Curve muss also nothwendig eine Verschiebung des Maximums gegen *D* hin verursachen und so ist es verständlich, dass von verschiedenen Forschern (Draper, Pfeffer[2]) u. s. w.) bei starker Beleuchtung die maximale Assimilation im Gelb und damit eine habituelle Aehnlichkeit der Assimilationscurve und der nach unserer Lichtempfindung bemessenen Helligkeitscurve[3]) gefunden wurde. In der That lässt sich auf Grund der Absorptions- und Assimilationswerthe rechnerisch darthun, dass ein solches Resultat unter bestimmten Voraussetzungen herauskommen muss, wenn der geschilderte Verlauf der primären Assimilationscurve zu recht besteht. Ebensogewiss muss die resultirende Curve je nach den obwaltenden Verhältnissen und so auch z. B. schon nach der Intensität der Beleuchtung verschieden ausfallen. Desshalb ist es auch nicht geboten, im nähern auf die von Fall zu Fall variable secundäre Assimilationscurve einzugehen, deren Verschiebung für gegebene Bedingungen allerdings nur durch exact geleitete Versuche präcisirt werden kann.

In Folge des tieferen Eindringens und der Wirksamkeit auf einer längeren Wegstrecke kann so in der That durch die gelben Strahlen in Summa ein

---

1) Engelmann, Bot. Ztg. 1882, p. 425.

2) Vgl. Pfeffer, Bot. Ztg. 1872, p. 425; Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 1 u. Physiologie I. Aufl., Bd. I, p. 214. — Reinke Bot. Ztg. 1884, p. 89) fand dagegen für Elodea mit der Methode des Blasenzählens eine Assimilationsvertheilung, die, abgesehen von dem secundären Maximum im Blau, mehr mit der Curve Ass. Grün in Fig. 51 übereinstimmt. — In diesen und in den anderen an diesen Stellen citirten Arbeiten wurden indess die primäre und secundäre Assimilationscurve nicht auseinander gehalten.

3) Eine graphische Darstellung findet sich bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. Aufl., Bd. 1, p. 214. Eine gewisse Aehnlichkeit mit der Helligkeitscurve besitzt auch die Curve Ass. Roth in Fig. 51.

höherer Assimilationseffect erzielt werden, als durch die an sich wirksameren, aber durch Absorption schneller abgeschwächten Strahlen *B—C*. Falls, wie es scheint (vgl. Ass. und Abs. Grün in Fig. 51), durch die letztgenannten Strahlen im Verhältniss zur Extinction etwas weniger Kohlensäure zersetzt wird, als durch die gelben Strahlen, so würde hierdurch der relative Nutzeffect der gelben Strahlen in Geweben nur noch weiter erhöht werden. In ökologischer Hinsicht ist es in jedem Falle wichtig, dass auch noch im Schatten von Chloroplasten assimilirt wird, da aus anderen Rücksichtnahmen nicht alle Chloroplasten in eine Lage gebracht werden können, die den directen Genuss des Sonnenlichtes gewährt.

Sind auch die Absorptions- und Reflexionsverhältnisse stets von Bedeutung, so können wir doch nicht näher auf dieselben eingehen. Zur allgemeinen Orientirung über die Absorption im Chlorophyllauszug und in den Chloroplasten genügt die Fig. 51. Dass das Spectrum beider, abgesehen von den durch das Medium gebotenen Verschiebungen übereinstimmt, ist schon § 53 mitgetheilt. Näheres über diesen Gegenstand und über das Spectrum der gelben Farbstoffe in den Chloroplasten ist aus der überreichen Litteratur zu erfahren [1]). Aus dieser ergiebt sich auch, dass schon durch ein dünnes und durchscheinendes grünes Blatt zumeist weniger als die Hälfte von der Gesammtenergie des auftreffenden Sonnenlichtes passirt und dass insbesondere die assimilatorisch wirkungsvollsten Strahlen in sehr hohem Grade ausgelöscht werden. Das wird ferner damit angezeigt, dass das durch ein dünnes grünes Blatt passirende Sonnenlicht gewöhnlich nicht mehr die Stärkebildung [2]) und die Ausscheidung von Gasblasen zu erzielen vermag. Auch in Bezug auf die optische Absorption in den rothen Chloroplasten der Florideen und in den blaugrünen Algen müssen wir uns mit dem Hinweis auf die Fig. 51 u. 52 und auf die bezügliche Literatur begnügen.

Schon in farblosen Geweben erfährt das Licht durch Absorption und Reflexion eine erhebliche Schwächung [3]), die bei dem Hinzukommen von anderweitigen Farbstoffen natürlich erheblich gesteigert wird. Da nun nach Engelmann [4]) durch die im Zellsaft gelösten rothen Farbstoffe, die am häufigsten in chlorophyllführenden Blättern vorkommen, gerade diejenigen Strahlen weniger zurückgehalten werden, welche im Chlorophyll am reichlichsten absorbirt werden, so wird beim Passiren dieser Farbstoffe die assimilatorische Wirkung der rothen und orangen Strahlen nur wenig, die der gelben aber erheblich geschwächt. Mit der Verminderung der Gesammtassimilation [5]) hängt es offenbar zusammen, dass z. B. die Blutbuchen nach gärtnerischen Erfahrungen langsamer wachsen.

Die Leistung des bis in die Zellen monochromatischen oder gemischten Lichtes hängt stets von der specifischen Assimilationsenergie und der Concen-

---

1) Vierordt, Die Anwendung des Spectralapparates zur Photometrie 1873; N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1876, p. 325; Wolkoff, Die Lichtabsorption in Chlorophylllösungen 1876; Engelmann, Bot. Ztg. 1884, p. 87; 1887, p. 441; 1888, 685; Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 161; Monteverde, Acta horti Petropolitani 1893, Bd. 13, p. 123; Tschirch Ber. d. bot. Gesellschaft 1896, p. 76. Andere Literatur ist in diesen Arbeiten citirt.

2) Nagamatsz, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1887, Bd. 3, p. 399.

3) Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 193; Engelmann, ebenda 1887, p. 413.

4) Engelmann, Bot. Ztg. 1887, p. 433.

5) Jumelle, Compt. rend. 1890, Bd. 111, p. 380.

tration der einzelnen Strahlenarten ab, mit der (bei submaximalen Werthen) die Assimilation in einem proportionalen Verhältnisse steigt (§ 59). Diese specifische Zersetzungskraft behält denselben Werth, ob die Strahlen isolirt oder combinirt mit anderen zur Wirkung kommen, wie sowohl die Erfahrungen im monochromatischen Lichte, als auch specielle Versuche[1]) lehren. Bedarf es demgemäss bei der Kohlensäurezersetzung des Zusammengreifens der Strahlen verschiedener Brechbarkeit nicht, so kann dieses für die Einzelfunction nicht erforderliche Zusammenwirken natürlich dann nicht auf die Dauer entbehrt werden, wenn davon das normale Gedeihen und die Gesammtthätigkeit des Organismus abhängen.

Jedenfalls sind die Differenzen der primären Curven ein Zeugniss für das Bestehen specifischer Verschiedenheiten des Assimilationsapparates, und es ist wohl möglich, dass fernerhin Organismen entdeckt werden, in denen die ausgiebigste Assimilation gerade durch die ultravioletten Strahlen oder durch die Strahlen grösster Wellenlänge bewirkt wird. Uebrigens sind die verschiedensten Strahlen des Spectrums zu photochemischer Wirkung in todten Massen befähigt und wenn sich vielfach gerade die kurzwelligen Strahlen besonders wirksam erweisen, so ist es doch verfehlt, aus den Wirkungen auf Chlorsilber eine specifisch chemische Curve von genereller Bedeutung zu construiren[2]). Schon der specifischen Differenzen halber kann die Assimilationscurve nicht mit der Vertheilung der Energie im Spectrum (Fig. 52 *En*) oder mit irgend einer anderen objectiven Curve des Spectrums zusammenfallen. In Anlehnung an die habituelle Aehnlichkeit der secundären Assimilationscurve und der Helligkeitscurve konnte aber nur bei gänzlicher Unklarheit über die Subjectivität unserer sinnlichen Wahrnehmungen den Lichtstrahlen eine von der Helligkeit abhängige assimilatorische Wirkung zugeschrieben werden[3]). Ebenso gut würde man denselben eine Wirkung durch ihre Farbe oder durch ihren heliotropischen Effect zuschreiben können, wenn eine Assimilationscurve bekannt wäre, in der, wie bei Heliotropismus und Wachsthumsvorgängen, die haupsächlichste Wirkung den violetten und ultravioletten Strahlen zufällt.

Bezieht man sachgemäss die ungleiche Wirkung auf Wellenlänge oder Schwingungszahlen, so wird in den grünen Chloroplasten die Kohlensäurezersetzung von denjenigen Strahlen verursacht, deren Wellenlänge zwischen 390 μμ (äusserstes Violett) und 770 μμ (äusserstes Roth) liegt, deren Schwingungszahlen also 800 bis 400 Billionen in 1 Sec. betragen, während in den Purpurbacterien gerade die ultrarothen Strahlen von 800—900 μμ die wirksamsten sind. Mit steigender Wellenlänge nimmt dann die Kohlensäurezersetzung zu, um für gewisse Pflanzen nach Erreichung des Maximums (Optimums) bei 660—680 μμ wieder zu fallen (Fig. 51). Ein analoges Verhältniss besteht für die photochemische Wirkung in todten Massen und für die Mehrzahl der physiologischen, z. B. für die von der Temperatur abhängigen Functionen, die nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen von statten gehen und bei einer zwischenliegenden Tempe-

1) Pfeffer, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 45.

2) Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie 1893, Bd. II, 1., p. 1024.

3) Vgl. über diese Irrungen Pfeffer, Bot. Ztg. 1871, p. 319; Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 276.

ratur am ausgiebigsten verlaufen. Eine solche Beziehung gilt ebenfalls für die besonders von den kurzwelligen Strahlen angeregten heliotropischen Vorgänge. Die secundären Maxima, welche die heliotropische Curve bietet, dürften auch in den Assimilationscurven selbst dann nicht fehlen, wenn das von Engelmann für die grünen Chloroplasten angenommene zweite Maximum bei *F* nicht vorhanden sein sollte (Ueber Purpurbacterien vgl. p. 327)[1]).

Eine völlig genaue Präcisirung des Verlaufs der Assimilationscurve ist mit keiner Methode gelungen. Bei der ausgezeichneten Bacterienmethode (oder auch bei der Blasenmethode) wird ohnehin die Assimilation erst angezeigt, wenn Sauerstoff real nach Aussen tritt, wenn also die Production den Consum in der Athmung überwiegt. Erst mit Anrechnung dieser constanten Grösse, also mit entsprechender Tieferlegung der Abscissenachse wird die wirkliche Assimilationsthätigkeit gekennzeichnet. Eine Steigerung der Beleuchtung genügt demgemäss, um die eben merkliche Sauerstoffproduction weiter nach dem rothen und violetten Ende des Spectrums zu verschieben. In Folge der mit abnehmender Wellenlänge zunehmenden Dispersion im prismatischen Spectrum (mit der hierdurch erzielten ansehnlicheren Verdünnung der violetten Strahlen) klingt nach dieser Seite die nachweisbare Sauerstoffproduction früher aus, als es im objectiven Spectrum der Fall sein würde, auf welches nach Maassgabe der Dispersion die in Fig. 51 und 52 dargestellten Curven umgerechnet sind. So gut wie die optische Wahrnehmung bei verschiedenen Thieren und sogar bei verschiedenen Menschen sich nicht gleich weit erstreckt, dürfte die reale Assimilationscurve auch bei verschiedenen grünen Pflanzen nicht immer an derselben Stelle im Spectrum ihr Ende finden. Eine geringe, jedoch hinter der Athmung zurückbleibende Kohlensäurezersetzung findet nach Bonnier und Mangin[2]) noch in den ultravioletten Strahlen statt, während ich in einem concreten Falle in den an das sichtbare Spectrum anschliessenden ultrarothen Strahlen, d. h. hinter einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff, eine gleichstarke Kohlensäurebildung beobachtete wie im Dunklen.

Die Assimilationsfähigkeit und die von bestimmten Strahlen erzielte Leistung hängt in jedem Falle von den specifischen Eigenschaften der maassgebenden Organe ab. Von der zugestrahlten Energie wird aber immer nur ein kleiner Bruchtheil in der Kohlensäurezersetzung nutzbar gemacht. Wenn z. B. bei kräftiger Assimilation in 1 qm Blattfläche von Nerium Oleander in 1 Sec. 0,000535 g Stärke producirt werden, so bedarf es dazu nach Maassgabe der Verbrennungswärme der Stärke (1 g = 4100 cal.) eines mit 2,2 cal. äquivalenten Energieaufwandes. Das ist aber weniger als 1 Proc. der gesammten Energie der Sonnenstrahlung, die nach Pouillet an heiteren Sommertagen für 1 qm und 1 Sec. ungefähr 333 cal. entspricht[3]). Damit in Einklang stehen Versuche Det-

1) Mit Hilfe der Bacterienmethode ist leicht nachzuweisen, dass das Natriumlicht, welches nach Beyerinck (Bot. Ztg. 1890, p. 743) wirkungslos sein soll, recht kräftig Kohlensäurezersetzung veranlasst.

2) Bonnier u. Mangin, Compt. rend. 1886, Bd. 102, p. 123.

3) Pfeffer, Bot. Ztg. 1872, p. 429; Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. 1893, II. Aufl., Bd. II, 1, p. 1070. Ueber Sonnenstrahlung siehe auch Rubner, Centralblatt f. Physiolog. 1895, Bd. 8, p. 664.

lefsen's[1]), nach welchen höchstens 0,3—1,1 Proc. der Gesammtenergie des zustrahlenden Lichtes zur Arbeitsleistung in der Kohlensäurezersetzung verwandt werden. Denn nur um diesen Werth stieg die Wärmeabgabe der hinter dem Blatte aufgestellten Thermosäule, als durch Verhinderung der Kohlensäurezufuhr die Assimilationsthätigkeit unterbrochen wurde.

Schon aus der Fortdauer der Absorption in nicht assimilirenden und in todten Blättern geht die Unhaltbarkeit von Engelmann's[2]) Ansicht hervor, nach der die gesammte Energie der absorbirten Strahlen zur Assimilationsarbeit Verwendung finden soll. Zu einem solchen Schlusse berechtigt auch keineswegs eine Proportionalität zwischen Assimilation und Absorption, da ein gleiches Verhältniss auch in anderen photochemischen Processen gefunden wird, in denen ebenfalls nur ein Bruchtheil der Energie der wirkenden Strahlen zur Ausnutzung kommt[3]). Derartige Beziehungen fordern ferner nicht, dass die verursachenden Strahlen direct die Assimilationsarbeit leisten, wie man allerdings mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit annehmen darf. Immerhin macht man damit eine hypothetische Annahme, da die maassgebenden Strahlen eine entsprechende Auslösung des Assimilationsprocesses bewirken könnten, in welchem die zur synthetischen Ausführung nothwendige Arbeit durch Wärmestrahlen, also auch durch die Wärme geleistet werden könnte, welche durch die Absorption von Lichtstrahlen entsteht[4]).

Zur Zeit übersehen wir nicht die Rolle, welche das Chlorophyll in dem verwickelten Assimilationsprocess und speciell in der Vermittelung der Arbeitsleistung der Lichtstrahlen spielt. Nöthig zur Realisirung der Assimilation ist aber unbedingt ein richtiges Zusammenwirken aller nothwendigen Glieder des Gesammtprocesses. Denn wie ein verwickelter Mechanismus trotz des lodernden Feuers und der Spannung des Dampfes seine Dienste versagt, sobald ein nothwendiger Theil der Verkettung in Unordnung geräth, vermögen die durch eine unsichtbare innere Verschiebung ganz oder partiell inactivirten Chloroplasten nicht mehr oder nur in geringem Grade Kohlensäure zu zersetzen, obgleich die Betriebsenergie und die optische Absorption in vollem Maasse fortdauern und zur Verfügung stehen (vgl. § 52, 53). In solchen und ähnlichen Erwägungen, die nur zu oft ausser Acht gelassen wurden, ist es ganz selbstverständlich, dass die Ausgiebigkeit der Kohlensäurezersetzung nicht schlechthin nach der Menge des Chlorophylls bemessen werden und dass ein bestimmtes und einheitliches Verhältniss zwischen optischer Absorption und Assimilation theoretisch nicht gefordert werden

1) Detlefsen, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 543. Die Versuche sind allerdings nicht ganz einwandsfrei. Auf die Experimente von N. J. C. Müller (Botan. Unters. 1872, Bd. I, p. 339), in welchen in analoger Weise ein Blatt vor und nach der Tödtung mit negativem Erfolg verglichen wurde, ist wegen der mit dem Tode herbeigeführten Veränderung der Absorptionsverhältnisse kein Werth zu legen (vgl. Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 209).

2) Engelmann, Bot. Ztg. 1884, p. 102; 1886, p. 68; 1888, p. 689.

3) Ostwald, l. c., p. 1056, 1087.

4) Vgl. Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 63; Mayer, Lehrbuch d. Agriculturchemie 1871, p. 31; Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 204.

kann[1]. Thatsächlich wird in der Kohlensäurezersetzung ein so kleiner Procentsatz der zustrahlenden Energie in Arbeit umgesetzt, dass bei ökonomischer Ausnutzung schon eine geringe Extinction zur Deckung der Betriebskraft ausreicht, und jeder Spectralbezirk bietet weit mehr Energie, als für die intensivste Kohlensäureassimilation nothwendig ist (vgl. Curve *En* in Fig. 52). Auch kann man nicht wissen, ob nicht dereinst farblose Protoplasten entdeckt werden, die zu einer energischen photosynthetischen Kohlensäureassimilation befähigt sind. Uebrigens ist u. a. das Jodsilber insofern lehrreich, als bei ihm die stärkste photochemische Wirkung (bei *G*) gerade mit einer geringen optischen Absorption zusammenfällt[2].

Es muss desshalb sehr fraglich erscheinen, ob allgemein eine annähernde Coincidenz zwischen optischer Extinction und Assimilation besteht, wie für concrete Fälle Engelmann fand, dessen eigene Studien indess auf merkliche und theilweise sehr erhebliche Abweichungen hinweisen. Jedenfalls sind alle Erfahrungen über derartige Beziehungen wichtige Thatsachen, und aller Voraussicht nach ein werthvolles Werkzeug, um wenigstens für einzelne Theilstücke des Assimilationsprocesses das herrschende Dunkel zu erhellen.

So ist in hohem Grade beachtenswerth die Verschiebung der Assimilationscurve, die in den Chloroplasten der Florideen mit der Aufnahme des Phycoerythrins eintritt (Ass. Roth in Fig. 51, p. 326). Denn wenn, wie es scheint, bei alleiniger Tinction mit diesem rothen Farbstoff ein Chromatophor nicht assimiliren würde, so kann das Phycoerythrin nicht wohl anders als vermittelnd auf das Chlorophyll, also wie ein Sensibilisator in photochemischen Processen wirken. Eine solche Rolle wäre um so bemerkenswerther, als Chlorophyll und Phycoerythrin im Chloroplasten anscheinend räumlich getrennt untergebracht sind (§ 52, 53)[3]. Mit einer Eliminirung des Phycoerythrins, das unter bestimmten Culturbedingungen fehlt, bietet sich die Möglichkeit, seine Rolle auf empirischem Wege zu präcisiren. Wenn aber bei solcher Mithilfe schon eine geringe Menge von Chlorophyll zu erheblicher assimilatorischer Leistung ausreichen sollte, so ist um so mehr eine exacte Prüfung nothwendig, ob nicht auch die Assimilationsthätigkeit der Purpurbacterien durch eine sehr geringe Chlorophyllmenge vermittelt wird (§ 52). Denn bei den Purpurbacterien ist die Verschiebung des Maximums gegenüber den grünen Chloroplasten nicht ansehnlicher, als bei den rothen Algen, deren Assimilationscurve ebenfalls eine bevorzugte Wirkung der Strahlen zwischen *B*—*C* nicht mehr erkennen lässt. Da die Fluorescenz der rothen Florideen erst nach der Tödtung beginnt[4], so kann das Phycoerythrin nicht durch Umsatz der

---

1) Damit erledigt sich die ungerechtfertigte theoretische Forderung Lommel's (Annal. d. Chem. u. Physik 1871, Bd. 144, p. 581), dass die Strahlen am wirksamsten seien, welche am stärksten absorbirt werden und den grössten Energieinhalt besitzen. — Das Bestreben, einen Zusammenhang zwischen Chlorophyllspectrum und Assimilationswerth herzustellen, ist schon älter. So nahm Dumas (Essai de statique chim. d'êtres organisées 1824. p. 24) die stärkste Wirkung für die blauen und stärker brechbaren Strahlen an, die gleichfalls im Chlorophyll absorbirt werden.

2) Ostwald, l. c., p. 1070.

3) Vgl. die Curve Abs. Roth u. Fig. 51 u. die aus den bei Reinke (Bot. Ztg. 1886, Taf. II, Fig. 11 u. 12) separat gehaltenen Absorptionscurven von Chlorophyll u. Phycoerythrin resultirt.

4) Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 179.

Strahlen in Licht von anderer Wellenlänge wirksam werden. Nach den vorliegenden Erfahrungen kommt in den lebenden Pflanzen auch dem Chlorophyll keine oder doch nur eine minimale Fluorescenz zu[1]).

Gelingt es in diesen und den anschliessenden Fragen Licht zu verbreiten, so dürfte es wohl auch möglich werden zu entscheiden, ob etwa das Chlorophyll nur wie ein Sensibilisator wirkt, indem gerade die durch Lichtstrahlen im Chlorophyll erzielten specifischen Schwingungen in den activen Theilen des Chloroplasten diejenigen Bewegungszustände hervorrufen, welche zum Assimilationsbetrieb nothwendig sind[2]).

Historisches und Methodisches. Die Untersuchungen von Daubeny (1836), Draper (1844), Cloez und Gratiolet (1851), Sachs (1864) ergaben übereinstimmend eine verhältnissmässig geringe assimilatorische Wirkung für die blauen und violetten Strahlen. Von Draper und ebenso von mir[3]) wurde eine gewisse Uebereinstimmung zwischen Assimilations- und Helligkeitscurve beobachtet. Eine bevorzugte Wirkung der gelben Strahlen zeigen auch die von N. J. C. Müller (1872) gewonnenen Werthe, welche dieser Forscher irriger Weise zu Gunsten eines Maximums zwischen *B*—*C* interpretirte[4]). Ein Maximum zwischen *B*—*C* ergaben aber die exacten Untersuchungen von Reinke[5]), die, abgesehen von dem Fehlen des secundären Maximums im Blau, eine ähnliche Assimilationscurve wie Ass. Grün in Fig. 51 lieferten. Da allgemein nur resultirende (secundäre) Curven beobachtet wurden, so können Abweichungen in den Resultaten, wie schon hervorgehoben wurde, nicht überraschen.

Eine einigermaassen ungetrübte primäre Curve wurde dagegen, wie schon mitgetheilt (p. 327), von Engelmann gewonnen, der in dem durch ein Linsensystem projicirten Bildchen eines Spectrums die assimilatorische Wirkung von Algenfäden, einzelnen Zellen u. s. w. mit Hilfe der Bacterienmethode (§ 52) verfolgte. Wird durch Verengerung des Spaltes im Mikrospectralobjectiv[6]) die Lichtconcentration mehr und mehr geschwächt, so wird eine Sauerstoffproduction durch Bewegung und Anhäufung der Bacterien schliesslich nur in dem wirksamsten Spectralbezirk bemerklich (Fig. 53).

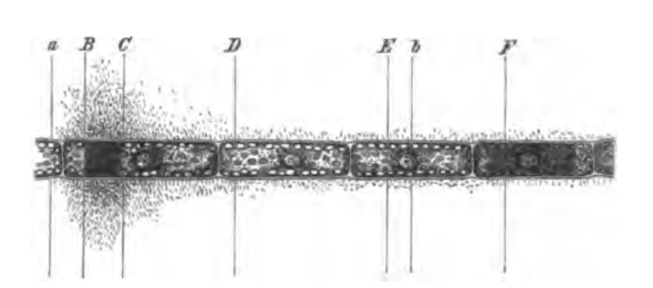


Fig. 53. Ein Faden von Oedogonium spec. Die hauptsächliche Ansammlung der Bacterien befindet sich zwischen *B*—*C*. Das Absorptionsband an dieser Stelle wurde im Faden angedeutet.

1) Reinke, Ber. d. Bot. Ges. 1883, p. 405 u. die hier cit. Liter.

2) Eine solche Auffassung vertritt z. B. Reinke, Bot. Ztg. 1886, p. 241.

3) Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 1; Bot. Ztg. 1872, p. 425. An diesen Stellen, ebenso bei Reinke, Bot. Zeitg. 1884, p. 1 ist die Literatur zu finden.

4) Siehe die Zusammenstellung in meiner Pflanzenphysiologie I. Aufl., p. 216.

5) Reinke, Bot. Ztg. 1884, p. 1. — Ueber die Versuche Timirjaseff's vgl. Botan. Jahresb. 1875, p. 779; Annal. d. scienc. naturell. 1885, VII. sér., Bd. 2, p. 99 und die Kritik bei Reinke, Bericht d. Bot. Ges. 1885, p. 337.

6) Beschreibung und Abbildung bei Engelmann, Bot. Ztg. 1882, p. 419 u. in d. Preiscourant von C. Zeiss in Jena.

Auf diese Weise ist bei Beobachtung an der der Lichtquelle zugewandten Seite einer grünen Alge gut zu erkennen, dass die Strahlen zwischen *B—C* am meisten leisten, während ich mich von dem zweiten Maximum bei *F*, das Engelmann angiebt (Fig. 51), nicht überzeugen konnte. Neben dieser simultanen, benutzte Engelmann auch die successive Methode, d. h. er brachte successiv den senkrecht gegen das Spectrum gerichteten Algenfaden in die einzelnen Spectralbezirke und ermittelte jedesmal die zu der eben merklichen Bacterienreaction nothwendige Spaltweite. Damit ist aber die relative assimilatorische Wirkung bestimmt, weil die Lichtstärke (Concentration) in geradem Verhältniss zur Spaltweite steht.

Neben Sonnenlicht benutzte Engelmann zumeist das constante Licht einer Gasflamme oder eines electrischen Glühlämpchens[1]. Die Resultate mit diesen Lichtquellen wurden dann auf Grund der bekannten Wirkungsverhältnisse auf das Sonnenspectrum umgerechnet (Engelmann l. c. 1884, p. 90). Ebenso wurden die empirischen Befunde im prismatischen Spectrum auf das objective Spectrum reducirt und so die in Fig. 51 und 52 dargestellten Werthe erhalten. Bei guter Lichtquelle kann mit sehr engem Spalte und also mit einem sehr reinen Spectrum gearbeitet werden und es würde wohl keine Schwierigkeiten machen, in dem Mikrospectralobjectiv ein Gitterspectrum zur Anwendung zu bringen.

Bei aller Trefflichkeit vermag indess auch diese Methode aus verschiedenen Gründen, von denen einige bereits angedeutet sind, nur Annäherungswerthe zu liefern, und in einer unzureichenden Rücksichtnahme auf die beeinflussenden Momente dürfte der Grund zu suchen sein, dass Pringsheim[2] zu anderen Resultaten kam als Engelmann.

Ausgezeichnete Dienste bei Vergleichung der Wirkung verschiedenwerthiger Lichtstrahlen leistet auch die Methode des Gasblasenzählens (§ 52), mit deren Hilfe indess bis dahin nur secundäre Assimilationscurven studirt wurden (Pfeffer, Reinke). Mit dieser oder mit der gasometrischen Methode wurde theilweise hinter farbigen Medien, theilweise im prismatischen Spectrum gearbeitet, das bereits bei Draper, ferner bei Müller, Pfeffer, Reinke in Anwendung kam. Auf die Ausführung dieser Versuche, sowie auf die Fehler, welche aus der Dispersion, aus der ungleichen Absorption verschiedener Strahlen in der Substanz des Prismas u. s. w. entspringen, soll hier nicht eingegangen werden. Jedoch sei hervorgehoben, dass offenbar am besten die von Reinke[3] angewandte Methodik ist, welcher nach dem von Helmholtz[4] benutzten Princip bestimmte Bezirke des real entworfenen Spectrums abblendete und die übrigen Strahlen durch eine Sammellinse zu einem Bildstreifen vereinte, dessen assimilatorische Wirkung also um die ausgeschaltenen Strahlen vermindert war. Fernerhin wurden auch von Reinke[5] einzelne separirte Spectralbezirke durch Cylinderlinsen zu gleichgrossen Bildstreifen vereint, in denen nunmehr eine übereinstimmende Dispersion hergestellt war.

So lange eine brauchbare Methode zur Ermittelung der ungleichen Licht-

1) Vgl. Engelmann, Bot. Ztg. 1882, 1883 u. 1887, p. 459.

2) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 162; Bot. Ztg. 1887, p. 200; Engelmann, Bot. Ztg. 1887, p. 100.

3) Reinke, Bot. Ztg. 1884, p. 27.

4) Helmholtz, Annal. d. Physik u. Chemie 1855, p. 94.

5) Reinke, Bot. Ztg. 1885, p. 84; Berichte d. Bot. Ges. 1885, p. 378. — Späterhin hat Reinke (Sitzungsb. der Berlin. Akad. 1893, p. 531) ein Gitterspectrum zu Studien über die Chlorophyllbildung angewandt.

schwächung der passirenden Strahlen mangelte[1]), konnte durch Operiren hinter farbigen Medien nur eine annähernde Bestimmung der assimilatorischen Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge erreicht werden. (Es gilt dieses auch von meinen Untersuchungen von 1871). Für viele Zwecke und so für die Demonstration des ungleichen Zersetzungswerths der verschiedenen Spectralbezirke sind farbige Lösungen, Glasscheiben[2]) oder auch Gelatineplatten[3]) sehr geeignet, und durch Einschalten solcher Medien lässt sich der Effect unter Benutzung der Gasblasenmethode durch das Skioptikon demonstriren (§ 52). Vielfache Anwendung fanden die Lösungen von Kupferoxydammoniak, bezw. von Kaliumbichromat, die so regulirt werden können, dass durch die erstgenannte Lösung wesentlich blaue und violette, durch die zweite die übrigen Strahlen des sichtbaren Spectrums passiren. Unter diesen Umständen kommen hinter der blauen Lösung nur 8—20 Proc. der Zersetzungskraft des Sonnenlichtes zur Geltung[4]). Zur Nutzbarmachung werden die Lösungen in diesen und anderen Untersuchungen entweder in doppelwandige Glocken[5]) oder in parallelwandige Cüvetten gefüllt[6]).

Da Stärkebildung nur bei genügender Kohlensäurezersetzung eintritt, so muss sich die Lichtstärke des auf ein Blatt projicirten Spectrums so reguliren lassen, dass nur da, wo die wirksamsten Strahlen (*B*—*C*) auffallen in der äusseren Chlorophyllschicht Stärke entsteht, womit, nach dem früher Gesagten nicht ausgeschlossen ist, dass die tiefer eindringenden gelben Strahlen in Summa mehr leisten, ohne indess an irgend einem Punkte die zur Stärkebildung nothwendige Assimilationsenergie zu erreichen. In der That gelang es Timiriazeff[7]), die primäre Assimilationscurve durch Stärkebildung zu markiren.

Künstliches Licht. Wie das Sonnenlicht wirken alle künstlichen Lichtquellen nach Maassgabe des Verhältnisses und der Concentration der vereinten Strahlen. Leicht ist auch zu ersehen, dass schon gewöhnliches Gaslicht erhebliche, elektrisches Bogenlicht[8]) sehr starke Kohlensäurezersetzung hervorruft.

---

1) Solche Methoden wurden ausgebildet v. Vierordt, Die quantitative Spectralanalyse 1873.

2) Geeignete Glasscheiben findet man in den grösseren Handlungen. Eine grosse Auswahl findet man bei Gebrüder Tasche in Köln. Ueber farbige Lösungen vgl. auch Landolt, Berichte d. chem. Ges. 1894, p. 2872.

3) Vgl. z. B. Kirschmann, Beibl. zu Annal. d. Physik u. Chemie 1891, Bd. 15, p. 423. Solche Gelatineplatten, die z. B. von Ammann u. Comp. in Leipzig (Neumarkt) geliefert werden, erblassen freilich bei längerem Gebrauche.

4) Pfeffer, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 53. — Vgl. auch die Curven Fig. 51. — Demgemäss tritt nur hinter d. Lösung von Kaliumbichromat ansehnliche Stärkebildung ein. Vgl. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 43; G. Kraus, ebenda 1869—70, Bd. 7, p. 518; Prillieux, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 46. (Kohl, Ber. d. Bot. Ges. 1897, p. 111.)

5) Doppelwandige Glocken wurden zuerst v. Senebier (Physikal.-chem. Abhdlg. 1785, Bd. I, p. 7), später von Becquerel (La lumière 1868, Bd. 2, p. 278), ebenso von Sachs angewandt.

6) Sehr schön sind die durch Zusammenschmelzen von Spiegelscheiben mittelst Emailleglas hergestellten Cüvetten. Ueber eine einfache Herstellung von Cüvetten vgl. Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 935 Anmerk.

7) Timiriazeff, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 1346.

8) Ueber Assimilation und Gedeihen in elektrischem Licht vgl. u. a.: Bonnier, Revue général. d. Bot. 1895, Bd. 7, p. 241; Bailey, Report upon Electro-Horticulture Ithaca 1892; Siemens, Bot. Centralbl. 1880, Bd. 1, p. 815; Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 915.

Da nun in dem gewöhnlichen Gaslicht und ebenso in dem elektrischen Glühlicht, im Vergleich zum Sonnenlicht, besonders die kurzwelligen Strahlen geschwächt sind, so wird bei Benutzung dieser Lichtquellen der Verlauf der Assimilationscurve entsprechend modificirt und zwar in höherem Grade bei den rothen Algen, deren Assimilationsmaximum stark nach Grün hin verschoben ist[1]. — Beiläufig sei bemerkt, dass auch durch polarisirtes Licht Kohlensäurezersetzung bewirkt wird.

Verhalten in tiefem Wasser. Das zu den Pflanzen gelangende Tageslicht ist nicht immer gleich zusammengesetzt und z. B. im Waldesschatten, sowie in tiefem Wasser treten gewisse Spectralbezirke relativ in den Vordergrund. Durch die stärkere Extinction der schwächer brechbaren Strahlen nimmt bekanntlich das Wasser mit der Tiefe eine bläuliche Farbe an. Bei guter Besonnung werden im klaren Meere ungefähr auf die im Mondlicht gebotene, also zum Gedeihen unzureichende Concentration (Helligkeit) reducirt: Roth bei 34 m, Gelb bei 177 m, Grün bei 322 m[2]. In einem so zusammengesetzten gedämpften Lichte gewährt es offenbar den rothen Algen einigen Vortheil, dass bei ihnen das Assimilationsmaximum in den gelben Spectralbezirk verschoben ist (Fig. 51). In der That scheinen mit zunehmender Tiefe die rothen Algen etwas reichlicher zu werden, doch finden sich dieselben auch zahlreich in sehr geringer Tiefe, wie denn überhaupt die Verbreitung sich als Resultirende aus dem Zusammenwirken verschiedener Factoren ergiebt[3]. Mit der Trübung variirt bekanntlich die Lichtabnahme, doch dürften selbst unter günstigen Verhältnissen die auf die Kohlensäureassimilation im Licht angewiesenen Pflanzen in einer Tiefe unter 400 m Existenzbedingungen nicht mehr finden. (Vgl. § 51)[4].

Verhalten bei verlängertem Aufenthalt in farbigem Licht. Da die Kohlensäurezersetzung nur eine einzelne Function vorstellt, so ist es völlig begreiflich, wenn Pflanzen sich nicht oder doch nicht normal in einem monochromatischen oder auch gemischten Lichte entwickeln, das in dem gesunden Chloroplasten sehr energische Kohlensäureassimilation hervorruft. Da wir indess erst in Bd. II den Einfluss verschiedenwerthiger Strahlen auf Wachthums- und Gestaltungsvorgänge zu besprechen haben, so sei hier nur kurz erwähnt, dass die Pflanzen in der schwächer brechbaren Hälfte des Sonnenspectrums (hinter Kaliumbichromat) es zwar zu ansehnlicher Entwickelung und erheblicher Zunahme an Trockensubstanz bringen, jedoch sich ähnlich wie in starkem Schatten gestalten, weil gerade die blauen und ultravioletten Strahlen das zum Etiolement führende Wachsthum am intensivsten hemmen. Ausserdem scheint der Mangel der ultravioletten Strahlen unter Umständen das Zustandekommen der Blüthenentwickelung zu verhindern. In der Vereinigung der ultravioletten und der blauen Strahlen, also hinter Kupferoxydammoniak, ist aber die Assimilationsthätigkeit zu gering, und desshalb gehen die grünen Pflanzen unter solchen Culturbedingungen früher oder später aus Nahrungsmangel zu Grunde.

Auf solche oder andere Weise kann somit der Mangel einer bestimmten Strahlengruppe eine Schädigung und ein Absterben herbeiführen, ja es ist

1) Engelmann, Bot. Ztg. 1883, p. 8.

2) Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 419. Siehe ausserdem Walther, Bionomie des Meeres 1893, Bd. 1, p. 35; Hüfner, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1891, p. 68. (C. Schröter u. O. Kirchner, Vegetation d. Bodensees 1896, p. 17.)

3) Natürlich ist das Vorkommen grüner Algen in grösseren Tiefen nicht ausgeschlossen. Vgl. Drude, Pflanzengeographie 1890, p. 21.

4) Vgl. Oltmanns, l. c.; Walther, l. c.; Engelmann, Bot. Ztg. 1872, p. 396.

wohl möglich, das dieses sogar bei monochromatischer Beleuchtung in indirecter Weise veranlasst wird, obgleich die Strahlen direct und im gemischten Lichte nicht schädigend wirken. In dieser Weise scheint in der That nach einigen, allerdings der Prüfung bedürftigen Angaben das monochromatische grüne Licht auf gewisse Pflanzen zu wirken[1]).

Versuche über das Wachstum im farbigen Licht, die von Hunt[2]), ferner von Sachs[3]), Ad. Mayer[4]), R. Weber[5]), Morgen[6]), Wollny[7]) angestellt wurden, führten zu einem Resultat, das den oben angedeuteten Erwartungen entspricht. Wenn dagegen Macagno[8]) die grösste Trockengewichtszunahme im violetten Licht erhielt, so wird diesem sicherlich die genügende Menge anderer Strahlen beigemengt gewesen sein.

§ 61. Theoretisches.

Eine bestimmte Einsicht in die Kette von Processen, durch welche die organischen Assimilate auf photosynthetischem Wege erzeugt werden, steht uns nicht zur Verfügung. Es handelt sich aber, das ist oft betont und wohl zu beherzigen, um die Leistung lebendiger Protoplasmaorgane und somit hat die Forschung mit denselben Problemen zu rechnen und mit gleichgrossen Schwierigkeiten zu kämpfen, wie überhaupt bei der Aufhellung der vitalen Functionen im Protoplasten. Auch folgt schon aus der behandelten Inactivirung der im Aussehen unveränderten Chloroplasten (§ 52, 58), dass die assimilatorische Leistung dieser Specialorgane nur bei richtigem und ungestörtem Zusammengreifen aller Theile zu Stande kommt, dass keine einzelne Reaction, sondern eine verwickelte und regulatorisch gelenkte Maschinenarbeit zu dem Endziel führt.

Ohnehin ist das wirklich erste Product der photosynthetischen Reaction unbekannt und wir vermögen nicht zu sagen, ob diese ersten Acte der Kohlensäureassimilation in den chlorophyllfreien Purpurbacterien anders verlaufen, als in den Chloroplasten. Thatsächlich wird in Organismen oft das gleiche Ziel auf verschiedenem Wege erreicht. Ein Beispiel dafür liefert auch die chemosynthetische Kohlensäureassimilation in den Nitrat- und Nitritbacterien (§ 63), in denen sich die organische Synthese vielleicht in wesentlich verschiedener Weise vollzieht. Die organische Chemie vermag aber schon heutzutage von der Kohlensäure aus in verschiedener Weise organische Körper aufzubauen und endlich

---

1) Bert, Réch. s. l. mouvem. d. l. sensitive 1870, p. 28 (Separat. a. Mém. d. l'Acad. d. Bordeaux Bd. 8); Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 338; 1871, Bd. 73, p. 1444; Baudrimont, Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 471; G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 508.

2) Hunt, Bot. Ztg. 1851, p. 319.

3) Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 371 u. Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 56.

4) Ad. Mayer, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 396.

5) R. Weber, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 18.

6) Morgen, Bot. Ztg. 1877, p. 579.

7) Wollny, Forschungen a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1894, Bd. 17, p. 317.

8) Macagno, Bot. Ztg. 1874, p. 544.

zu den Kohlenhydraten zu gelangen. Zur Erreichung dieses Zieles kann also schon vom rein chemischen Standpunkt aus nicht ein einzelner bestimmter Weg gefordert werden. Zudem ist und bleibt es eine generell zu rügende methodische Verirrung, wenn dem in seiner Weise wirthschaftenden Organismus schlechthin vorgeschrieben und zugemuthet wird, einen Weg zu gehen und eine Methode zu benutzen, die dem Menschen unter dem Eindruck des derzeitigen chemischen und physikalischen Wissens plausibel erscheint (§ 1).

Dass aus der Schnelligkeit, mit welcher bei Beleuchtung die Production von Sauerstoff beginnt und Stärke als Product erscheint, nicht auf eine beschränkte Zahl von Einzelprocessen geschlossen werden darf, lehrt schon eine grosse Zahl der in der Industrie gebräuchlichen Maschinen, die trotz einer Anzahl von aufeinander folgenden Proceduren in kurzer Zeit das gewünschte Endproduct hervorbringen. Das Endproduct der Operation kann hinwiederum nicht verrathen, ob alle vorausgegangenen Operationen sich nur zwischen den Micellen und Molecülen des Chloroplasten abspielten, oder ob in gewissen Phasen innige chemische Verbindungen hergestellt werden, deren Zertrümmerung zur Abspaltung von Zucker oder anderen Körpern führt. Wie dem sein mag, in Bezug auf Ausgang und Ziel bleibt der Chloroplast doch immer das Organ, das unter Nutzbarmachung der Energie der Sonnenstrahlen und ohne merkliche Abnutzung die Production organischer Nahrung aus Kohlensäure und Wasser besorgt. Wie das im Näheren vermittelt wird, welche Rolle dabei einzelne Theile, unter ihnen also auch das Chlorophyll spielt, das thunlichst zu zergliedern und aufzuhellen bildet die Aufgabe der physiologischen Forschung, und mit den heute zu Gebote stehenden Erfahrungen und Mitteln dürfte ein gewisses Eindringen sehr wohl möglich sein.

Augenblicklich wissen wir nicht einmal, ob das Chlorophyll nur als ein Sensibilisator wirkt, der durch die Uebertragung der in ihm erregten Bewegungszustände in anderen farblosen Theilen des Chloroplasten die Kohlensäureassimilation veranlasst, oder ob es in anderer und in directer Weise in der Kohlensäurezersetzung betheiligt ist (vgl. § 60).

Selbst wenn die Kohlensäureassimilation auf eine möglichst geringe Zahl von Einzelprocessen eingeschränkt sein sollte (vorläufig haben wir das nicht anzunehmen), so dürften doch die Abspaltung von Sauerstoff und die Vorgänge, durch welche aus Kohlensäure und Wasser (oder aus einem dieser Stoffe) reducirte Körper entstehen, getrennte, wenn auch auf das innigste mit einander verkettete Acte sein. Welcher Act dann etwa vorausgeht, lässt sich auf Grund physiologischer und chemischer Erfahrungen nicht beurtheilen. Allerdings vermag Licht z. B. aus Quecksilberoxyd Sauerstoff abzuspalten, jedoch auch in anderer Weise Reductionen zu erzielen z. B. die des Hydrochinon[1]). Ausserdem ist bekannt, dass durch Licht vielfach anderweitige Spaltungen, sowie Condensationen verursacht werden[2]). So ist es auch möglich, dass das Licht in verschiedene Phasen des Assimilationsprocesses eingreift und vielleicht darin mit oxydirenden und reducirenden Wirkungen zur Geltung kommt.

Jedoch sind sicherlich nicht alle Stadien des Gesammtprocesses an die

1) **Klinger**, Bericht d. chem. Ges. 1886, p. 486.
2) Vgl. z. B. **Ostwald**, Lehrb. d. allgem. Chemie 1893, II. Aufl., Bd. 1, p. 1085.

Beleuchtung gekettet, wie schon die von der Kohlensäurezersetzung direct unabhängige Bildung von Stärke aus Glycose lehrt. Speciell in der Sauerstoffabspaltung wird man aber geneigt sein, einen durch die Energie der Lichtstrahlen betriebenen Vorgang zu sehen. Dabei sorgt aller Voraussicht nach die dauernde Entfernung des gasigen Productes dafür, dass der Process ungehindert und ausgiebig fortschreiten kann, sowie auch die Zersetzung des Jodsilbers nach dem Princip der Massenwirkung nur dann energisch vor sich geht, wenn für dauernde Bindung des freiwerdenden Jods gesorgt ist[1]).

Zu tadeln ist es immer, wenn sich, wie es oft der Fall war, alle Aufmerksamkeit auf das durch die Farbe auffallende Chlorophyll concentrirt, das doch nur ein im Aufbau und im Getriebe des Chloroplasten mitwirkender Theil ist (§ 52, 53). Jedenfalls ist die Ansicht einiger Autoren, das Chlorophyll sei das erste Product der Assimilation nicht zu halten (§ 54), und ebenso wurde die Schirmtheorie Pringheim's bereits als irrig gekennzeichnet (§ 59). Auch ist die Vermuthung Wiesner's[2]) nicht erwiesen, nach der gerade das Chlorophyll der Kohlensäure den Sauerstoff entreissen soll. Mit dem Eisenmangel im Chlorophyll (§ 53) verliert die Annahme Horsford's[3]) den Boden, nach welcher die Reductionswirkung gerade dem im Chlorophyll vorhandenen Eisen zufällt.

Durch die allein maassgebenden Erfahrungen an dem Organismus hat bis dahin zu einer einigermaassen wahrscheinlichen Hypothese noch keine derjenigen Speculationen erhoben werden können, die vom chemischen Standpunkt aus den Verlauf der Kohlensäureassimilation plausibel zu machen suchten. Es gilt dieses auch für die sehr ansprechende Vermuthung Bayer's[4]), nach welcher zunächst in den Chloroplasten aus Kohlensäure und Wasser, unter Abspaltung von Sauerstoff, Formaldehyd entstehen würde, dessen Condensation ein Kohlenhydrat liefert. Eine solche Condensation ist in der That leicht herbeizuführen, doch ist bis dahin in keiner Weise erwiesen, dass in dem Assimilationsprocess Formaldehyd als Zwischenproduct auftritt[5]). Dass die Pflanze in dieser Weise arbeitet, würde auch nicht gefolgert werden können, wenn die Chloroplasten aus dargebotenem Formaldehyd Stärke formiren (§ 55). Denn das führen sie mit ganz verschiedenen Körpern aus (§ 54, 55) und auf diese Erfahrung hin könnte man

1) Vgl. Ostwald, l. c., p. 1080.

2) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1874, Bd. 69, Abth. I, p. 59 d. Separatabz. — Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 166. — Die Hypothesen von C. Kraus (Flora 1875, p. 269) und von Timiriazeff (Bot. Ztg. 1885, p. 649) wolle man im Original nachlesen.

3) Horsford, Sitzungsb. der Wiener Akad. 1873, Bd. 77, Abth. 2, p. 436. Siehe ausserdem Ballo, Bericht d. chem. Ges. 1889, p. 750. — Die phantastischen Hypothesen von Risler (Jahresb. d. Chem. 1859, p. 560) und von Benkovich Annal. der Physik u. Chem. 1875, Bd. 154, p. 468) darf man auf sich beruhen lassen.

4) Bayer, Bericht d. chem. Ges. 1870, Bd. III, p. 66.

5) Vgl. V. Meyer u. P. Jacobson, Lehrb. d. organ. Chem. 1893, Bd. I, p. 401, ferner das kritische Referat in Bot. Ztg. 1886, p. 849, worin auch betont ist, dass aus dem einfachen Nachweis des Vorkommens von Aldehyden in Pflanzen nichts zu folgern ist. Siehe ferner E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1894, p. 3231. — Die Angaben v. Bach (Compt. rend. 1893, Bd. 116, p. 1145 u. 1389), nach welchen Formaldehyd auch in todten Massen durch Einfluss des Sonnenlichtes entsteht, sind augenscheinlich einer kritischen Prüfung dringend bedürftig. (Ueber Vorkommen von Aldehyden siehe Curtius u. Reinke, Bericht d. chem. Ges. 1897, p. 201.)

mit gleichem Rechte als das intermediäre Product Glycerin ansprechen, das ebenfalls in Kohlenhydrate überführbar ist und zu dem der Chemiker von der Kohlensäure aus auf synthetischem Wege gelangen kann[1]).

So gut wie Formaldehyd lässt sich das Kohlendioxyd auch durch verhältnissmässig einfache Operationen z. B. in Ameisensäure[2]) oder in Oxalsäure überführen, aus denen durch successive chemische Operationen schliesslich ebenfalls Kohlenhydrate hergestellt werden können. Auf Grund chemischer Kenntnisse wäre es also auch nicht unmöglich, dass nach der Annahme von Erlenmeyer[3]) der erste Act der physiologischen Kohlensäureassimilation in der Bildung von Ameisensäure und Wasserstoffsuperoxyd besteht. Hiergegen spricht freilich entschieden, dass in der assimilirenden Pflanze Wasserstoffsuperoxyd nicht auftritt[4]). Wahrscheinlichkeitsgründe lassen sich ferner nicht für die Annahme Liebig's[5]) beibringen, nach welcher bei der Kohlensäureassimilation als das nächste Product organische Säuren auftreten, deren weitere Verarbeitung die Kohlenhydrate liefert. Uebrigens ist auch Harnstoff leicht synthetisch aufzubauen, und es ist die Vermuthung ausgesprochen, dass dieser Körper das erste Product in der chemosynthetischen Assimilation der Nitratbacterien sei (§ 63)[6]).

§ 62. Ausblick auf specifische und individuelle Eigenthümlichkeiten.

Ist eine Pflanze auf Gewinn ihrer organischen Nahrung durch Kohlensäureassimilation angewiesen, so legt das normale Gedeihen Zeugniss dafür ab, dass der nahrungsbereitende Chlorophyllapparat in zureichender Weise ausgebildet und untergebracht ist. Das Streben, gute Beleuchtungsverhältnisse für die Chloroplasten zu schaffen, tritt uns mit steigender Arbeitstheilung in der ganzen Ausgestaltung der Pflanze, insbesondere in der mächtigen Flächenentwickelung der grünen Laubblätter entgegen, welche in erster Linie auf die gute Unterbringung der Chlorophyllkörper berechnet ist (vgl. § 6). Natürlich muss diese Unterbringung entsprechend benachtheiligt werden, wenn andere Rücksichtnahmen, wie z. B. die Einengung der Transspiration eine Reduction der Oberfläche, starke Ausbildung der Cuticula u. s. w. gebieterisch fordern, und es ist schon (§ 38, 52) betont, dass die unerlässliche Befriedigung dieser Ansprüche in der ganzen

1) V. Meyer u. P. Jacobson, Lehrb. d. organ. Chem. 1893, Bd. I, p. 579, 902.

2) Vgl. z. B. Lieben, Beiblätter z. d. Annal. d. Physik u. Chemie 1895, Bd. 19, p. 463.

3) Erlenmeyer, Bericht d. chem. Ges. 1877, p. 634.

4) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 480.

5) Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur etc. 1840, I. Aufl., p. 68; 1876, IX. Aufl., p. 30 (Vgl. § 56). — Ueber Gewinnung von Kohlenhydraten aus organ. Säuren siehe Ballo, Bericht d. chem. Ges. 1889, p. 750.

6) Da es nicht geboten ist, alle hingeworfenen Ideen zu referiren, so sei hier nur erwähnt, dass Maquenne (Chem. Centralbl. 1882, p. 329) Methan als ein Zwischenproduct anspricht, dass Crato (Bericht d. Bot. Ges. 1892, p. 250) die Pflanze zwingt, zunächst den Benzolkern zu formiren und dass Putz (Chem. Centralblatt 1886, p. 774) das Licht durch Erzeugung elektrischer Ströme wirken lässt.

Gestaltung der Pflanze zum Ausdruck kommt. In dieser kann es sich überhaupt immer nur um die Resultante aus verschiedenen Bestrebungen, d. h. um Compromisse handeln, da die Pflanze unter den gebotenen Verhältnissen nur existenzfähig ist, wenn alle einzelnen Eigenschaften in zureichender Weise hergestellt und ausgebildet sind.

In einer allgemeinen Physiologie kann indess nicht näher auf die Unterbringung der Chloroplasten in den mannigfach gestalteten und morphologisch verschiedenwerthigen Organen eingegangen werden. Uebrigens ist es nicht unvortheilhaft, dass selbst in einem typisch ausgebildetem Laubblatt eine grosse Zahl der Chloroplasten in einem gedämpften und modificirten Licht arbeitet (§ 60). Denn es ist schliesslich für die Pflanze ökonomischer, eine grössere Zahl der zu schaffenden Chloroplasten mit geringerer Energie arbeiten zu lassen, als für alle eine optimale Beleuchtung durch eine übermässige Flächenentwickelung zu schaffen, die einen unverhältnissmässig grossen Materialaufwand fordern und vielfach andere Nachtheile mit sich bringen würde, ja zum Theil aus Rücksichten auf andere Functionen unzulässig ist.

In der Gesammtökonomie mag es für die Pflanze zumeist vortheilhafter sein, in unserem Klima alljährlich neue Blätter zu treiben, als diese mit der Fähigkeit auszustatten, den Winter zu überdauern. Von Nutzen ist es offenbar für die Pflanze mit dem Keimen und mit dem Erwachen der Vegetation für baldige Ausbildung und Ausgestaltung des Assimilationsapparates zu sorgen, damit dieser in der günstigen Jahreszeit möglichst lange organische Nahrung schafft. Da aber im allgemeinen in den ausgewachsenen Organen mit dem Alter die Functionstüchtigkeit abnimmt (§ 6), so ist es offenbar nützlich, dass auch bei immergrünen Pflanzen die Blätter nach einer zeitlich begrenzten Existenz abgestossen und durch neue ersetzt werden.

Die Ausgiebigkeit der Kohlensäurezersetzung hängt aber nicht allein ab von der Beleuchtung, überhaupt von der Unterbringung der assimilirenden Organe, sondern auch von der Assimilationsenergie der Chloroplasten. Denn ohne Frage ist diese specifisch different und kann auch nicht in einem einfachen Verhältniss zum Gehalt an Chlorophyllfarbstoff stehen, der nicht allein die Functionstüchtigkeit des Apparates bestimmt[1]). Dieserhalb und ebenso mit Rücksicht auf die Bedeutung der Unterbringung ist für die Assimilationsenergie eines Blattes die Anzahl der Chloroplasten nur ein wichtiger, aber nicht der allein entscheidende Factor. Umgekehrt ist auch die Assimilationsenergie der gleichen Oberfläche verschiedener Blätter kein bestimmter Maassstab für die Anzahl der wirksamen Chloroplasten und es ist einleuchtend, dass sich das Verhältniss zu Ungunsten der dickfleischigen Blätter gestaltet, wenn die Assimilation auf die Gewichtseinheit bezogen wird[2]). So kann eben nur von Fall zu Fall entschieden werden, welche Combination von Factoren die empirisch ermittelte Assimilationsenergie bedingt. Natürlich ist auch der differente Consum in der Athmungsthätigkeit in Rechnung zu ziehen, wenn die ungleiche Assimilationsenergie verschiedener, unter gleichen

---

1) Vgl. § 52, 53, 60. Beispiele für specifische Differenz der Chloroplasten z. B. bei Engelmann, Bot. Ztg. 1888, p. 718.

2) Beispiele bei Aubert, Revue général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 440.

Bedingungen erwachsener Pflanzen nach der Zunahme an organischer Trockensubstanz abgeschätzt werden soll.

Die resultirende ungleiche Assimilationsenergie ist für die Ernährung und die Entwickelung jeder Pflanze von wesentlicher Bedeutung. Indess muss ich mich hier auf die Mittheilung eines Versuches von Weber[1]) beschränken, in dem alle Pflanzen unter gleichen Bedingungen in einem Gewächshaus cultivirt wurden. Nach 48 Tagen hatte eine Pflanze von Phaseolus multiflorus 5,836 g Trockensubstanz, eine Pflanze von Helianthus annuus 29,806 g Trockensubstanz gewonnen. Aus diesen Zahlen berechnet sich unter Berücksichtigung der Blattflächenentwickelung und unter Anbringung einer Correctur für den Substanzverlust durch Athmung als Assimilationsenergie für 1 qm Blattfläche in 10 Stunden für Phaseolus 3,413 g, für Helianthus 5,559 g. Wenn weiterhin Haberlandt[2]) fand, dass bei diesen Pflanzen für die approximativ geschätzte Anzahl der Chloroplasten in den Blättern (bei Phaseolus 283 000, bei Helianthus 495 000 pro 1 qm) ein einigermaassen ähnliches Verhältniss besteht wie für die angeführten relativen Assimilationswerthe, so hat das keine generelle Bedeutung. Gleiches gilt für Versuche von Hansen[3]), in welchen sich für verschiedene Pflanzen, die für 1 qm Blattfläche 3,9—5,9 g reinen Chlorophyllfarbstoff lieferten, ergab, dass unter denselben Culturbedingungen ungefähr 1 g Stärke für je 0,2 g Chlorophyllfarbstoff producirt worden war.

Da bei zu geringer Beleuchtung die Assimilation zu schwach ausfällt, bei zu intensivem Lichte aber endlich eine Schädigung eintritt, so muss es für die Entwickelung einer Pflanze eine specifisch verschiedene optimale Beleuchtung geben. Dieses Optimum wird z. B. dann nicht mit der ausgiebigsten Kohlensäurezersetzung zusammenfallen, wenn andere Functionen des Protoplasten schon bei geringer Lichtconcentration eine Benachtheiligung erfahren. Ob ein solches Verhältniss vorkommt, ist zur Zeit nicht näher untersucht (vgl. § 59 und Bd. II, Kap. Lichteinfluss auf Wachsthum), doch scheint selbst für die lichtliebenden Pflanzen in der Regel ein helles diffuses Licht günstiger zu sein, als das intensive Sonnenlicht.

Durchgehends befinden sich in der Natur die Pflanzen, je nach den Jahreszeiten, den Tageszeiten und dem Standort, in einem verschiedenen und wechselnden Lichtgenuss, der auch für die verschiedenen Blätter derselben Pflanze ungleich ausfällt. Zu den innersten Blättern in der dichten Krone von Aesculus oder Fagus mag unter Umständen nur der hundertste Theil von dem Lichte gelangen, welches die günstigst situirten Blätter trifft, während in der locker belaubten Birke wohl alle Blätter eine zu einer kräftigeren Assimilation genügende Beleuchtung erhalten. Da bei zu starker Dämpfung des Lichtes Blätter und Zweige sich mangelhaft entwickeln und absterben, so ist schon hierdurch eine allzu dichte Belaubung bis zu einem gewissen Grade vermieden[4]).

---

1) Weber, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 350. Vgl. ausserdem z. B. Géneau d. Lamarlière, Compt. rend. 1891, Bd. 113, p. 230.

2) Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 95.

3) Hansen, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1887, Bd. 3, p. 428.

4) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 605; Bericht d. Bot. Ges. 1894, p. (78). (Wiesner, Denkschr. d. Wiener Akad. 1896, Bd. 64, p. 73.)

Die geringste Beleuchtung, mit welcher noch ein kümmerliches Gedeihen erreicht wird, ist wiederum bei den einzelnen Pflanzenarten recht verschieden. Bestimmend hierfür ist nicht nur die Assimilationsthätigkeit, sondern, neben anderen Umständen, auch der Stoffverbrauch in der Athmung. Da dieser zumeist in den schnell wachsenden Pflanzen ansehnlicher ist, so werden langsamer arbeitende Pflanzen noch bei geringerer Productionsthätigkeit an Masse zunehmen, gleichviel ob diese geringere Production durch den reducirten Chlorophyllgehalt oder durch den schattigen Standort bedingt ist.

Die meisten Schattenpflanzen scheinen dementsprechend mässig zu athmen[1], während zugleich durch reichlichen Gehalt an Chloroplasten für thunlichste Ausnutzung des spärlichen Lichtes gesorgt zu sein pflegt[2]). Dabei giebt es Pflanzen, die sowohl in tiefem Schatten, als auch in intensiver Beleuchtung Existenzbedingungen finden, während intensives Licht von anderen typischen Schattenpflanzen auf die Dauer nicht ertragen wird[3]). Andererseits ist mit der geringeren Assimilationsenergie gewisser lichtliebender Pflanzen häufig eine schwächere Wachsthums- und Athmungsthätigkeit verknüpft. Das scheint u. a. bei den Fettpflanzen und ebenso bei den Flechten[4]) zuzutreffen, durch die öfters erst bei besserer Beleuchtung eine Verminderung der Kohlensäure in der umgebenden Luft erzielt wird. Dasselbe ist nicht selten in den intensiv athmenden jugendlichen Blättern der Fall[5]), die also mit der Ausbildung eine maximale Assimilationsthätigkeit erreichen, welche mit dem Alter wiederum abnimmt.

Bis dahin ist nicht näher untersucht, ob bei den Schattenpflanzen der Chloroplast oder der übrige Protoplast im höheren Grade lichtempfindlich ist, und die gleichen Fragen sind auch noch für lichtliebende Pflanzen zu entscheiden, in welchen ebenfalls die Chloroplasten in vielen Fällen leichter als das übrige Protoplasma durch gesteigerte Beleuchtung geschädigt zu werden scheinen (§ 58). Erst mit der Kenntniss dieser Verhältnisse lässt sich von Fall zu Fall entscheiden, welche Eigenschaften in erster Linie den Schattenpflanzen ein Gedeihen bei stärkerer Beleuchtung unmöglich machen. Ebenso ist nicht näher geprüft, ob alle sog. Lichtschutzeinrichtungen, mögen sie durch Gestaltung oder Stellungsänderungen, Färbungen etc. bedingt sein, in erster Linie darauf berechnet sind, die Chlorophyllkörper oder den Protoplasten einer zu intensiven Beleuchtung zu entziehen. Jedenfalls ist nicht zu vergessen, dass es thatsächlich recht lichtempfindliche farblose Protoplasten giebt. Die Anstrebung eines gewissen Lichtschutzes für die Chloroplasten scheint aber darin ausgesprochen zu sein, dass die Epidermis der Landpflanzen sehr gewöhnlich chlorophyllfrei bleibt und dass die Chloroplasten z. Th. durch gesteigerte Lichtintensität zu gewissen Form- und Stellungsänderungen veranlasst werden[6]). Wir haben uns indess hier nicht

1) Ad. Mayer, Versuchsstat. 1892, Bd. 40, p. 212.

2) Vgl. Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 170; Spencer le Moore, Bot. Jahresb. 1888, p. 660.

3) Ueber Beleuchtungsverhältnisse im Zimmer vgl. § 59.

4) Jumelle, Revue généràl. de Bot. 1892, Bd. 4, p. 111.

5) Beispiele bei Corenwinder, Annal. d. chim. et d. physique 1858, III. sér.. Bd. 54, p. 330. — Ueber die Verschiebung des Verhältnisses durch die Temperatur vgl. § 58.

6) Ueber diese Vorgänge, sowie über die vom Licht abhängigen Bewegungsvorgänge wird in Bd. II gehandelt. Ueber Farbstoffe u. deren Bedeutung vgl. § 88.

näher mit diesen und anderen ökologischen Verhältnissen zu beschäftigen, die, das ist nicht zu verkennen, oft nur einseitig und zu Gunsten eines bestimmten in das Auge gefassten Zieles betrachtet und gedeutet worden sind.

Mit gewissen Schutzeinrichtungen gegen zu intensive Beleuchtung ist völlig verträglich, dass allgemein die Unterbringung und Anordnung der Chloroplasten auf thunlichst gute Beleuchtung und Ausnutzung des zustrahlenden Lichtes berechnet ist. Das ist überall klar und deutlich im Bau der Blätter und der chlorophyllführenden Gewebe ausgesprochen und durch die Form, sowie durch die Anordnung der Zellen und der Chlorophyllkörper ist augenscheinlich auch dafür gesorgt, dass das Licht thunlichst den Weg bis in die tiefer liegenden grünen Zellen findet. Dabei wirken offenbar chorophyllfreie Durchlassstellen, Brechungen und Reflexionen in bunter Mannigfaltigkeit zusammen, und so mag in manchen schattigen Binnenzellen wohl in ähnlicher Weise eine Concentration von Licht erzielt werden, wie in den Protonemazellen von Schistostega osmundacea, in welchen sich die Chloroplasten in dem Strahlenkegel des Lichtes, also an den best beleuchteten Stellen ansammeln[1]).

Den angedeuteten Anforderungen wird augenscheinlich gut in dem häufig vorkommenden Typus des Blattbaues Genüge geleistet, in welchem sich unter der dem Lichte zugewandten Oberseite das Pallisadenparenchym befindet[2]). Dieses chlorophyllreichste und am besten beleuchtete Gewebe lässt aber immerhin noch ein gewisses Quantum Licht zu dem chlorophyllärmeren Schwammparenchym durchdringen, das ausserdem durch die Unterseite des Blattes reflectirtes Licht zugeführt erhält. Das ansehnliche Intercellularsystem des Schwammparenchyms ist aber offenbar von Bedeutung, um Kohlensäure leicht bis zu den Pallisaden zu befördern, die auf diesem Wege ziemlich alle Kohlensäure beziehen, wenn Spaltöffnungen nur auf der Unterseite angebracht sind (§ 31). Die besonderen Bauverhältnisse und Eigenschaften machen es wohl verständlich, dass je nach Umständen die Kohlensäurezersetzung ansehnlicher oder geringer ausfällt, wenn ein Blatt umgekehrt, also mit der Unterseite der Lichtquelle zugekehrt wird[3]).

Es entspricht durchaus dem üblichen selbstregulatorischen Reactionsvermögen, dass die in functioneller Hinsicht auf das Licht angewiesenen Organe auch in ihrer Ausbildung in hervorragender Weise von der Beleuchtung beeinflusst werden. Im Dunklen unterbleibt bekanntlich der Regel nach überhaupt das Ergrünen und die normale Ausgestaltung der Laubblätter. Diese nehmen zumeist bei einer mittleren Beleuchtung die maximale Grösse an und erreichen gewöhnlich erst bei etwas stärkerer Beleuchtung die ansehnlichste Dicke und die höchste Gewebedifferencirung. Dieses macht sich insbesondere dadurch bemerklich, dass den Schattenblättern oft typische Pallisadenzellen abgehen, während diese 2 bis 3 Schichten in den in der Sonne erwachsenen Blättern bilden[4]). Demgemäss erscheinen die in günstigem Lichte erwachsenen Blätter

1) Noll, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 477.

2) Vgl. Haberlandt, Physiol. Anat. 1896, II. Aufl., p. 226. Andere Liter. findet sich hier citirt. Jönsson, zur Kenntniss d. anatom. Baues d. Blattes 1896.)

3) Vgl. z. B. Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1890, Bd. 19, p. 662; Meissner, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 206.

4) Von Liter. nenne ich: Stahl, Ueber den Einfluss d. sonnigen und schattigen

sehr gewöhnlich tiefer grün gefärbt und besitzen für die Flächeneinheit eine grössere Assimilationsenergie, als die Schattenblätter[1]).

Von Einwirkung des Lichtes auf Wachsen, Gestaltung und Bewegen wird erst in Bd. II gehandelt. Jedoch sei auch hier hervorgehoben, dass vermöge des specifisch verschiedenen Reactionsvermögens und in Folge des Zusammengreifens der verschiedenen variablen Bedingungen durch Beleuchtungsverhältnisse nicht immer die gleichen Erfolge veranlasst werden.

B. Chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure.

§ 63.

Wir verdanken hauptsächlich Winogradsky[2]) die nähere Kenntniss der interessanten Nitrobacterien (Nitrit- und Nitratbacterien), welchen die besondere Fähigkeit zukommt, auf chemosynthetischem Wege, d. h. unter Oxydation von Ammoniak, bezw. von Nitrit, die Kohlensäure zu assimiliren und auf diese Weise die Gesammtmenge ihrer organischen Nahrung und ihrer Baustoffe zu gewinnen (§ 50). Diese Bacterien gedeihen also in einer Flüssigkeit oder in einem Nährboden, der keine Spur organische Substanz enthält, sofern ihnen die nöthigen anorganischen Salze zur Verfügung stehen. Werden z. B. zu 1000 g Wasser 1 g Kaliumphosphat, 0,5 g Magnesiumphosphat und 0,5—1 g basisches Magnesiumcarbonat gegeben, so erhält man eine vielfach von Winogradsky benutzte Flüssigkeit, der man zur Cultur von Nitritbacterien soviel Ammonphosphat zufügt, dass von diesem Salze darin durchschnittlich 2 pro mille vorhanden sind, während man in gleicher Menge Kaliumnitrit oder Ammoniumnitrit zugeben und nachgeben muss, wenn Nitratbacterien ernährt werden sollen.

Es giebt nämlich, wie durch Winogradsky festgestellt wurde, verschiedenartige Nitrobacterien, von denen die zu der Gruppe der Nitritbacterien gehörigen Arten (Nitrosomonas, Nitrosococcus) ihre Aufgabe und Befriedigung darin finden, Ammoniak zu salpetriger Säure zu oxydiren, die sie selbst bei reichlichster Sauerstoffversorgung nicht weiter verbrennen. Diese Fähigkeit kommt aber den Nitratbacterien (Nitrobacter) zu, für welche gerade die Oxydation von Nitrit zu Nitrat eine unerlässliche Vegetationsbedingung ist. Bei einem geeigneten Zusammenwirken beider Bacterien kommt es demgemäss nicht zu einer

---

Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter 1883; Heinricher, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 15, p. 556; Johow, ebenda p. 284; Grosglik, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 20, p. 374; Haberlandt, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1886, p. 206; Dufour, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VII sér., Bd. 5, p. 311; Géneau de Lamarlière, Rev. général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 481; Ssurosh, Bot. Jahresb. 1892, p. 95. — Ueber Meeresalgen vgl. Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 690.

1) Géneau de Lamarlière, l. c., p. 492; Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 20, p. 337 (Alpenpflanzen).

2) Winogradsky, I. Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, Bd. 4, p. 213; II. ebenda p. 257; III. ebenda p. 710; IV. ebenda 1891, Bd. 5, p. 92; V. ebenda p. 577; VI. Archiv. p. scienc. biolog. publ. p. l'Institut impérial d. Médicine experimentale à St. Pétersbourg 1892, Bd. 1, p. 87; VII. Centralbl. f. Bacteriol. 1896, II. Abth., Bd. 2. p. 415.

Anhäufung von Nitrit und da sich in einem normalen Ackerboden stets Nitrit- und Nitratbacterien vereint finden, so ist es begreiflich, dass in dem durchlüfteten Boden eine merkliche Bildung von Nitrit nicht einzutreten pflegt (§ 28). Wenn aber Nitrit, wie häufig, bei Sauerstoffmangel entsteht, dann verdankt es der spaltenden und reducirenden Thätigkeit anderer Bacterien seinen Ursprung (§ 102). Denn in einem solchen Medium kommen die streng aeroben und energisch Sauerstoff consumirenden Nitrobacterien[1]) überhaupt nicht zur Entwickelung und Wirksamkeit.

Während also die Nitrobacterien im Naturhaushalt für die dauernde Neubildung von Nitrat zu sorgen haben (§ 51), wird in ihnen durch die besagte Oxydation die Energie für die chemosynthetische Assimilation von Kohlensäure gewonnen[2]). Denn diese Organismen gedeihen und produciren die nöthige organische Substanz, während ihnen als einzige Kohlenstoffquelle Kohlendioxyd zur Verfügung steht[3]). Da wo dieses als Carbonat geboten ist, wird es mit der Oxydation des Ammoniaks zu salpeteriger Säure ohnehin in Freiheit gesetzt[4]). Indess soll bei den Nitritbacterien nach Godlewski[5]) die Zufuhr von Kohlensäure vortheilhaft wirken und vielleicht ist dieses in noch höherem Grade bei Reinculturen von Nitratbacterien der Fall, da die Oxydation von Nitrit zu Nitrat die Säuremenge nicht vermehrt.

Zur Zeit ist weder über den Vorgang dieser Kohlensäureassimilation, noch über die in dieser Chemosynthese entstehenden Producte etwas Sicheres bekannt. Ebenso wissen wir nicht, ob in der unerlässlichen ferneren Verarbeitung ein Theil der assimilirten Kohlenstoffverbindungen unter Abspaltung von Kohlensäure zertrümmert wird, oder ob bei diesen Organismen in der Athmungsthätigkeit gar keine organische Substanz, sondern nur Ammoniak, resp. Nitrit oxydirt wird[6]).

Die Oxydation von Ammoniak oder Nitrit, zu welcher die übrigen Pflanzen der Regel nach nicht befähigt sind, ist für diese Nitrobacterien gerade eine unerlässliche Lebensbedingung. Wenigstens ist es bisher nicht gelungen, ein typisches Nitrobacterium ohne Darbietung solcher anorganischer Stickstoffverbindungen zu cultiviren. Denn gegentheilige Angaben von Burri und Stutzer[7]) beruhen nach Winogradsky[8]) auf einem Irrthum, der bei der schwierigen

1) Messungen des Sauerstoffverbrauches bei Godlewski, Anzeiger d. Akad. der Wissenschaft in Krakau 1892 u. 1895.

2) Dass im Naturkreislauf diese Energie auf die Sonnenenergie zurückführt, ist § 51 dargethan.

3) Ueber Versuche, in welchem Zufuhr von Staub, flüchtigen organischen Stoffen etc. ausgeschlossen war vgl. Winogradsky, l. c., Nr. III, p. 717; Godlewski, Anzeiger d. Akad. der Wissensch. in Krakau, December 1892.

4) Ueber die damit verknüpfte corrodirende Wirkung auf Gesteine vgl. Müntz, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 1370.

5) Godlewski, Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, December 1892 und Juni 1895 (auch Centralbl. f. Bacteriol. 1896, II. Abth., Bd. II, p. 458).

6) Eine gewisse Entwickelung von Stickstoff, die nach Godlewski (l. c.) bei diesen Organismen eintritt, dürfte wohl einer Zersetzung von Ammoniumnitrit entspringen (vgl. § 68).

7) Burri u. Stutzer, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 721. Aehnliche Angaben bei Frankland, Biolog. Centralbl. 1891, Bd. 11, p. 56 (Stutzer u. Hartleb, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, Abth. 2, Bd. 3, p. 8, 161).

8) Winogradsky, l. c., Nr. VII u. Nr. VI, p. 129.

Reincultur dieser langsam wachsenden Nitrobacterien leicht unterlaufen kann. Indess ist es wohl möglich, dass die Zukunft Nitrobacterien kennen lernt, die sich auch mit anderem Athmungsmaterial behelfen können, und es ist wohl denkbar, dass in bestimmten Fällen die Energie für eine chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure durch Verbrennung organischer Substanz gewonnen wird (§ 50). Durch die Gegenwart organischer Stoffe wird das Gedeihen der normal thätigen Nitrobacterien nicht gehindert und vermuthlich werden dieselben neben den Autoassimilaten ein gewisses Quantum geeigneter organischer Nahrung von Aussen ebenso gut gewinnen und anwenden können, als die grünen Pflanzen, in denen ebenfalls der durch Kohlensäuremangel herbeigeführte Nichtgebrauch der Chlorophyllorgane zu pathologischen Vorgängen führt.

Nachdem Heraeus[1]) und Hüppe[2]) auf die chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure in Nitrobacterien hingewiesen hatten, wurden diese Organismen und ihre Eigenschaften in ausgezeichneter Weise von Winogradsky[3]) näher studirt. Diesem Forscher gelang auch zuerst die Reincultur[4]) und damit die Unterscheidung der Nitrit- und Nitratbacterien. Die verschiedenen Arten beider Gruppen sind durchgehends sehr kleine Organismen, die in Folge ihres langsamen Wachsens bei Gegenwart organischer Nahrung sehr leicht durch andere Bacterien überwuchert und unterdrückt werden. Durch ihre specifisch verschiedene, aber durchgehends energische Oxydationswirkung vermögen indess schon geringe Mengen dieser Mikroorganismen ansehnliche Quantitäten von Nitrit, resp. Nitrat zu erzeugen. Es bedarf aber eines hohen Energieaufwandes für die Assimilation der Kohlensäure, denn in günstigen Fällen waren für den Gewinn von 1 Theil C. 33—37 Theile N. (in Form von Ammoniak oder Nitrit) der Oxydation anheimgefallen[5]). Demgemäss und dem langsamen Wachsen entsprechend schreitet der absolute Gewinn an assimilirtem Kohlenstoff nur langsam fort. Immerhin wurde bei günstigem Wachsthum in 65 Tagen eine Ernte gewonnen, die 22,4 mg. C. enthielt[6]) und die, hiernach zu urtheilen, im frischen Zustande 200—300 mg gewogen haben dürfte.

Die Vermuthung Winogradsky's (l. c.), dass durch Condensation von Ammoncarbonat als erstes Assimilat Harnstoff entstehe, sowie die Ansichten von Hüppe (l. c.) und von Loew[7]), nach denen zunächst aus der Kohlensäure Formaldehyd gebildet wird, sind in keiner Weise durch empirische Erfahrungen gestützt. Ohnehin wird in den Nitratbacterien die Kohlensäure ohne Gegenwart von Ammoniak assimilirt und anscheinend vermögen die Schwefelbacterien die Betriebsenergie für die Assimilation von Kohlensäure durch Oxydation von Schwefelwasserstoff zu gewinnen[8]). Die Ausnutzung der Verbrennung

1) Heraeus, Zeitschrift f. Hygiene 1866, Bd. I, p. 240.

2) Hüppe, Biol. Centralbl. 1887, Bd. 7, p. 701; Chemisch. Centralbl. 1887, p. 1512.

3) L. c. — Weitere Lit. in dem Sammelreferat v. Burri im Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 80.

4) Ueber die Cultur in organischen Nährlösungen und auf Kieselgallerte vgl. Winogradsky, l. c.; über Cultur auf Agar Winogradsky, l. c., Nr. VII. p. 421; Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1896, Bd. 19, p. 258.

5) Die Verbrennungswärme von 1 g mol NH_3 beträgt 90600 cal, für 1 g m. NHO_2 18000 cal. Stohmann, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1890, Bd. 6, p. 355 u. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. 1893, II. Aufl., Bd. 2, p. 144.

6) Winogradsky, l. c., Nr. IV, p. 765.

7) Loew, Centralbl. f. Bacteriol. 1891, Bd. 9, p. 691.

8) Winogradsky, l. c., Nr. II, p. 275; Bot. Zeitg. 1887, p. 547. Vgl. Pfeffer,

anorganischer Körper ist jedenfalls in hohem Grade in allen Studien zu beachten, welche auf die Aufhellung der physiologischen Verbrennung und deren Nutzbarmachung im Dienste der Pflanze gerichtet sind.

Abschnitt III.

Aufnahme organischer Nahrung.

§ 64. Uebersicht.

Alle Pflanzen, welchen die Fähigkeit abgeht, die Kohlensäure zu assimiliren, müssen nothwendig auf anderem Wege, also durch Aufnahme von Aussen die für das Gedeihen unerlässliche organische Nahrung gewinnen. In dieser Lage befinden sich demgemäss (abgesehen von den Nitrobacterien) sämmtliche Pilze und alle übrigen chlorophyllfreien Organismen (Heterotrophe oder allotrophe Pflanzen). Wie bei diesen muss aber auch durch Bezug aus der Umgebung ein mehr oder minder grosser Theil der organischen Nahrung bei denjenigen Pflanzen — den mixotrophen — erworben werden, welchen ein unzureichender Chlorophyllgehalt nicht gestattet, ein genügendes Quantum organische Substanz auf photosynthetischem Wege zu produciren. Jedoch auch die autotrophen Pflanzen[1], die normaler Weise den ganzen Bedarf durch die Chlorophyllfunction decken, vermögen in gewissen Grenzen organische Nahrung von Aussen zu beziehen. Uebrigens ernähren sich manche Pflanzen, die fernerhin in ausreichendem Maasse Kohlensäure assimiliren, in gewissen Entwickelungsphasen mit aufgenommenem organischen Materiale, wie z. B. diejenigen Keimpflanzen, welche zunächst ihre Nahrung aus dem Endosperm entnehmen und wie gewisse Orchideen, deren Rhizome zuerst unterirdisch leben und erstarken.

Bei aller Mannigfaltigkeit der Eigenheiten und Einrichtungen, die bei heterotrophen und mixotrophen Pflanzen auf Gewinn und Aufnahme organischer Nahrung berechnet sind, kann man doch im allgemeinen zwischen saprophytischer und symbiotischer Ernährung unterscheiden. Als Saprophyten bezeichnet man die Pflanzen, welche ihre Nahrung aus todten Massen, aus Leichen von Pflanzen oder Thieren, aus natürlichen oder künstlichen Lösungen beziehen, während dann, wenn die Nahrung direct aus lebendigen Wesen, gleichviel ob unter epiphytischer oder endophytischer Vereinigung entnommen wird, ein Fall von (conjuncter) Symbiose[2]) vorliegt. Diese ist eine mutualistische, wenn, wie bei Flechten,

---

Energetik 1892, p. 208. Ob vielleicht andere Organismen (auch Schimmelpilze etc. durch Oxydation von Eisenoxydul oder von anderen Stoffen Betriebsenergie gewinnen, muss dahingestellt bleiben. Ueber Eisenbacterien vgl. Winogradsky, Bot. Ztg. 1888, p. 261; Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen 1892, p. 64. Vgl. § 23 u. 96.

1) In einem anderen, aber kaum zweckmässigen Sinne hat Frank (Lehrbuch der Botanik 1892, p. 548) autotrophe und heterotrophe Pflanzen unterschieden.

2) De Bary, Erscheinungen d. Symbiose 1879, p. 6, 21 etc.; Vgl. auch Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 526.

diese Vereinigung durch gegenseitige Unterstützung der Contrahenten dem lebendigen Consortium zum Vortheil gereicht, während da, wo der Wirth ohne Gegenleistung ausgebeutet wird, also bei allen Parasiten, antagonistische Symbiose vorliegt.

Mit obigen Definitionen können aber naturgemäss keine scharfen Grenzen gezeichnet sein. Denn viele Pilze werden in der Natur bald als Saprophyten, bald als Parasiten gefunden oder zeigen normaler Weise einen Wechsel zwischen parasitärem und saprophytischem Leben. Ausserdem ist es bereits gelungen, zahlreiche Pilze saprophytisch zu ernähren, die unter natürlichen Verhältnissen als obligate Parasiten leben[1]). Ferner ist es oft fraglich, ob in einer Symbiose wirklich eine genügende Gegenseitigkeit (Mutualismus) herrscht, oder ob nicht richtiger eine Einseitigkeit, ein Parasitismus ohne auffällige Schädigung des Wirthes vorliegt. Doch kann auch der beste Mutualismus unter Umständen gestört werden. Denn Nothlagen oder sonstige abnorme Verhältnisse können in jedem Staate dazu führen, dass die zuvor friedlich und harmonisch zusammenwirkenden Bürger sich bekämpfen und vernichten. Weiter sind auch in den obligat oder facultativ mixotrophen Pflanzen Bindeglieder zwischen autotropher und heterotropher Ernährung gegeben (vgl. § 50).

Thatsächlich ist durch den mit dem Lebensgetriebe verketteten stetigen Kreislauf auf unserem Planeten eine, wenn auch oft sehr entfernte gegenseitige Abhängigkeit aller Organismen bedingt (§ 51). Denn der photosynthetischen Assimilation der Kohlensäure entstammt alle organische Substanz und aus dieser Quelle schöpft demgemäss in letzter Instanz ebensowohl der Parasit, der auf einer grünen Pflanze haust, als auch der Organismus, der sich von Thieren ernährt oder der aus den Leichen von Pflanzen oder Thieren und deren endlichen Zerfallsproducten seine Nahrung zieht. In diesem Kreislauf wird durch jeden Organismus immer wieder der Boden für andere Lebewesen geschaffen, auch für solche, die nur bei Darbietung bestimmter Nahrung oder unter bestimmten Culturbedingungen gedeihen oder das Terrain erobern. Das gilt für die specifischen Parasiten und tritt uns auffällig bei allen den Organismen entgegen, die ganz besondere Ansprüche stellen. Um ein Beispiel anzuführen, erinnere ich an die Schwefelbacterien, die nur im Zusammenleben mit Schwefelwasserstoff bildenden Mikroorganismen Existenzbedingungen finden, an die Anaeroben, für welche der sauerstofffreie Boden durch die Thätigkeit anderer Organismen geschaffen wird. Auch ist die oft so merkwürdige und auffällige Succession von verschiedenen Organismen[2]), die sehr schön in jeder faulenden Flüssigkeit zu beobachten ist, ein sprechender Beleg für die gegenseitige Abhängigkeit und das wechselseitige Bedingtsein, wobei aber wohl zu beachten ist, dass der endliche Effect nicht allein von der Qualität der Nahrung abhängt, sondern wie überall in der Natur, sich als Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener Factoren ergiebt (§ 76, 92).

Unter diesen so überaus mannigfachen Wechselbeziehungen und Ernährungsverhältnissen bildet also die typische (conjuncte) Symbiose denjenigen speciellen

---

1) Vgl. z. B. De Bary, Morphol. u. Morphol. der Pilze 1884, p. 381; Zopf, die Pilze 1890, p. 228.

2) Garré hat dieses Verhältnis als Metabiose bezeichnet.

Fall, in welchem die Nahrung direct zwischen zwei verketteten Organismen ausgetauscht wird. Indess kann ohne feste Verkettung ein analoges Verhältniss bestehen, wie das u. a. bei den schon erwähnten Schwefelbacterien, bei den Anaeroben und überhaupt in sehr vielen Fällen zutrifft, in welchen im näheren Zusammenwirken zweier nicht verbundener lebender Organismen bestimmte Ziele und Zwecke erreicht werden[1]). In einem solchen Falle kann man von disjuncter Symbiose reden, und zu den verschiedenen Modalitäten dieser zählt u. a. auch die bekannte Wechselbeziehung zwischen Blumen und Insecten oder zwischen Pflanzen und Ameisen.

In ähnlicher Weise wie bei der conjuncten Symbiose besteht eine gegenseitige Abhängigkeit und ein inniges Wechselverhältniss zwischen den Zellen und den Organen einer Pflanze, und jeder chlorophyllfreien Zelle muss die organische Nahrung von den grünen Zellen aus, also analog wie einer heterotrophen Pflanze zugeführt werden. In dieser Weise wird auch die Wurzel einer Pflanze von den grünen Blättern aus versorgt, und wenn diese dem aufgepfropften Edelreis angehören, so liegt ein symbiotisches Verhältniss vor, das bekanntlich nicht zwischen allen Pflanzen herstellbar ist[2]). Eine Verwachsung und eine Vereinigung gleichartiger Bauelemente, die für den Stoffaustausch wichtig ist, wird übrigens auch bei manchen typischen Parasiten (Orobanchen, gewissen Rhinanthaceen, Cuscuta) erreicht. Jedoch ist solche Verwachsung nicht in allen Fällen für einen ausgiebigen Stoffaustausch nothwendig, denn die Keimpflanze saugt das nur anliegende Endosperm aus und in analoger Weise wird der Embryo eines Farnkrautes, das Sporogon eines Mooses ernährt.

Gerade in Bezug auf die heterotrophe Ernährung herrscht eine überaus grosse Mannigfaltigkeit und von der sehr ungleichen Anpassungsfähigkeit hängt es ab, ob ein Organismus unter verschiedenen oder nur unter engbegrenzten Verhältnissen gedeiht. Letzteres trifft z. B. bei den Schwefelbacterien, bei den Nitrobacterien, bei den Anaeroben zu, und weitere Beispiele sind aus den folgenden Paragraphen zu entnehmen. Andererseits sind namentlich unter den Pilzen viele Saprophyten und nicht wenige Parasiten auf künstlichen Nährlösungen und Nährböden cultivirbar. Gelingt aber die Cultur nicht, so ist daraus doch nur zu entnehmen, dass in dem Versuche der Gesammtheit der Lebensbedingungen nicht genügend Rechnung getragen war.

Denn wenn auch nur eine der nothwendigen Bedingungen nicht erfüllt ist, kann eine gedeihliche Entwickelung nicht stattfinden. So ist es zu verstehen, dass die Samen von Orobanche[3]) und Lathraea[4]) gar nicht keimen, ausser wenn sie auf die Wurzel einer Nährpflanze gelangen, von der also ein anregender, vermuthlich ein chemischer Reiz ausgeübt wird, und solche Reize scheinen auch für die Fortentwickelung der Sporen gewisser Pilze nöthig zu sein[5]). Ferner

1) Einige Beispiele finden in den folgenden Paragraphen und in Kap. VIII u. IX. Erwähnung. Hierher zählen u. a. auch die Mischinfectionen. Vgl. über diese Flügge. Mikroorganismen III. Aufl., 1896. Bd. I, p. 309.

2) Vöchting, Transplantation 1892, p. 110; Daniel, Rev. gén. d. Bot. 1894, Bd. 6, p. 1.

3) Koch, Entwickelungsgesch. d. Orobanchen 1887, p. 3. Dagegen keimen die Rhinanthaceen ohne solche Reize. Koch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 4.

4) Heinricher, Bericht d. Botan. Gesellschaft, Generalvers. 1894, p. (126).

5) Vgl. de Bary, Pilze 1894, p. 376. — Nach Benecke (Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 28, p. 501) keimen die Sporen von Aspergillus niger nicht auf reinem Wasser.

mag gelegentlich schon das Unterbleiben der mit dem Eindringen verknüpften normalen Functionen verursachen, dass ein Parasit in einer Nährlösung nicht gedeiht[1]). Vielleicht wachsen manche frei bewegliche Organismen desshalb nicht oder mangelhaft in einem festen Nährboden[2]), weil die Hemmung der freien Bewegung nachtheilige Rückwirkungen ausübt. Wissen wir doch auch, dass die Nichterfüllung der angestrebten Chlorophyllfunction pathologische Zustände in den Blättern hervorruft (§ 55), dass aber andererseits ein Contactreiz in Cuscuta eine Wachsthumsthätigkeit veranlasst, die zur Production der Haustorien führt.

Nähere Studien liegen über diese Fragen nicht vor und es ist auch nicht entschieden, warum Euphrasia, Rhinanthus, Thesium u. s. w. nur als Parasiten, d. h. nur dann gedeihen, wenn von dem ausgebreiteten Systeme der Bodenwurzeln Haustorien in eine andere Pflanze dringen. Da jene Pflanzen aus dem Boden Wasser und Nährsalze ausreichend gewinnen und durch die Thätigkeit des Chlorophyllapparates auf das beste mit Kohlenhydraten versorgt werden (§ 52), so liegt die Vermuthung nahe, dass sie darauf angewiesen sind, auf parasitärem Wege organische Verbindungen des Stickstoffs oder auch gewisser Aschenbestandtheile zu beziehen. In der That wird das Gedeihen der insectenverdauenden Phanerogamen (§ 65) durch organische Stickstoffnahrung gefördert, und manche andere Pflanzen vermögen ohne die Zuführung von Proteinstoffen (im weitesten Sinne) nicht zu leben. Solche Peptonorganismen sind namentlich unter den Pilzen (einschl. Bacterien) bekannt, doch dürften das gleiche Bedürfniss gewisse Algen besitzen[3]), unter diesen auch solche, die am Aufbau von Flechten theilnehmen. In dieser symbiotischen Vereinigung werden dann die Proteinstoffe formirt und geliefert von den Pilzen, die ihrerseits zum Theil so sehr an dieses Zusammenleben accommodirt sind, dass sie in der Natur nicht anders gefunden werden und nur schwierig zu cultiviren sind[4]). Wie in den Flechten die Algen Kohlenhydrate u. s. w. für die Pilze produciren, so giebt vielleicht auch Viscum von der durch Kohlensäureassimilation reichlich erzeugten organischen Substanz (§ 52) an die Wirthspflanze ab und es ist zur Zeit unbekannt, ob von der letzteren Viscum nur Wasser und anorganische Salze oder auch organische Stickstoffverbindungen bezieht.

Von der rein autotrophen zu der rein heterotrophen Ernährung giebt es eben alle Abstufungen und bei manchen Pflanzen wirken unter normalen Culturverhältnissen beide Arten des Nahrungsgewinnes zusammen. So produciren Neottia (Saprophyt § 52), Orobanche, Cuscuta[5]) (Parasiten) vermöge ihres geringen Chlorophyllgehaltes einen kleinen und vielleicht entbehrlichen Theil der organischen Nahrung, während die fleischverdauenden Phanerogamen und die

1) Auch beim Menschen hat die ausschliessliche Zuführung flüssiger Nahrung mit der Zeit nachtheilige Folgen.

2) Freilich ist mit der Zeit die Cultur mancher frei beweglichen Organismen gelungen, so u. a. in jüngerer Zeit die von Spirillum undula.

3) Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 730, 746, 766. Nach Klebs (Die Bedingung d. Fortpflanzung u. s. w. 1896) bedarf jedoch Scenedesmus kein Pepton. Vielleicht kommen aber doch Peptonorganismen unter Oscillarien, Euglenen u. s. w. häufiger vor.

4) A. Möller. Die Cultur flechtenbildender Ascomyceten 1887.

5) Nach Peirce, Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 82 nimmt bei ungenügender parasitärer Ernährung der Chlorophyllgehalt zu.

schon genannten Rhinanthaceen auf heterotrophem Wege sicher nur einen kleinen Theil der organischen Nahrung gewinnen. Uebrigens ist eine jede autotrophe Pflanze befähigt, ein gewisses Quantum von stickstofffreier oder stickstoffhaltiger organischer Nahrung aufzunehmen und zu verarbeiten (§ 55). Indess ist es aus den schon (§ 55, 64) angedeuteten Gründen nicht zu verwundern, dass eine heterotrophe Ernährung solcher Pflanzen bis dahin nicht oder doch nicht zufriedenstellend gelang[1]). Jedoch dürfte es mit der Zeit gelingen, manche Pflanzen, z. B. gewisse Algen, sowohl bei rein autotropher, als auch bei rein heterotropher Ernährung zu erziehen.

Dass aber viele chlorophyllreiche Pflanzen, so auch Getreide, Bohnen u. s. w. die Zufuhr organischer Nahrung nicht nöthig haben, lehrt das gute Fortkommen in ausgeglühtem Sande oder in Wasser, die nur die nöthigen anorganischen Bestandtheile darbieten. Auf die Zunahme an Humusstoffen in einem Ackerboden, während mit den Ernten jährlich grosse Mengen organischer Substanz abgeführt werden, konnte Liebig[2]) mit Recht hinweisen, um unwiderleglich darzuthun, dass die organische Masse der Culturpflanzen nicht aus dem Humus stammen kann. (Ueber die Bedeutung des Humusbodens vgl. § 28.) Dieser vermag solchen Pflanzen selbst dann keine erhebliche Menge von organischer Nahrung zu liefern, wenn durch Unterdrückung der Kohlensäureassimilation ein Nahrungsmangel herbeigeführt wird, denn Lupinen, Raps, Getreidesamen u. s. w. entwickeln sich in kohlensäurefreier Luft nur so weit, als es die Reservestoffe erlauben[3]). Offenbar bedarf es also einer specifischen Befähigung, damit die auf den Humus angewiesenen Saprophyten ihre Nahrung aus diesem Nährboden gewinnen, in dem auch manche leicht cultivirbare Pilze kaum gedeihen. Uebrigens ist nach Analogie anderer Regulationsvorgänge (§ 93) zu vermuthen, dass bei den Humuszehrern durch die Unterdrückung der photosynthetischen Production die heterotrophe Aufnahme der organischen Substanz gesteigert wird.

Historisches. In der Humustheorie, in der Annahme, dass alle Pflanzen organische Nahrung von Aussen aufnehmen müssen, tritt uns ein Nachklang Aristotelischer Lehren entgegen, nach welchen die Pflanze aus dem Boden, ähnlich wie das Thier aus dem Magen, vorbereitete organische Nahrung bezieht. Hatte auch van Helmont im 17. Jahrhundert sogar die Entstehung aller die Pflanzen aufbauenden Stoffe aus Wasser angenommen, und war mit der Aufhellung der Kohlensäurezersetzung die Production organischer Substanz in der Pflanze sicher gestellt, so wurde doch die Aufnahme organischer Stoffe durchgehends als für alle Pflanzen nothwendig angesehen, ehe Liebig auftrat und dieser Lehre den Todesstoss gab[4]). Die zahlreichen Streitschriften, die Liebig's epochemachendes Werk hervorrief[5]), beweisen am besten, welch

1) Lit. Klebs, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 538; Laurent, Bull. d. l. soc. bot. d. Bruxelles 1888, Bd. 26, p. 263; Nadson, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 42, p. 50; Acton, ebenda 1890, Bd. 44, p. 224. Bokorny, Versuchsstat. 1889, Bd. 36, p. 235; Botan. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 304; Biolog. Centralbl. 1897, Bd. 17, p. 1; Krüger, in Zopf's Beiträg. zur Morphol. u. Physiol. der Pilze 1894, IV, p. 114.

2) Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. s. w. 1840, p. 14.

3) Pfeffer, Monatsber. d. Berliner Akad. 1873, p. 784; Godlewski, Botan. Ztg. 1879, p. 88. Vgl. auch Cailletet Compt. rend. 1871, Bot. 73, p. 1476.

4) Näheres in Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 481.

5) Vgl. z. B. Hlubeck, Beleuchtung d. organ. Chemie d. Herrn Liebig 1842.

eingefleischtes Dogma die Humustheorie war, zu deren Gunsten sogar der eigentliche Begründer der Ernährungslehre der Pflanzen, Th. de Saussure[1]), freilich in seinem 75. Jahre, seine Stimme erhob. Boussingault[2]) dagegen brachte für Liebig's Auffassung weitere Argumente bei, und von diesem, sowie von Salm-Horstmar, wurde weiterhin durch Cultur in humusfreiem Boden der Nachweis geführt, dass grüne Pflanzen bei alleiniger Zufuhr anorganischer Stoffe gedeihen können (vgl. § 73). Hatte Liebig unrichtiger Weise die Aufnahme organischer Stoffe durch Pflanzen überhaupt negirt, so findet sich doch schon bei Schleiden[3]) eine im allgemeinen richtige Auffassung hinsichtlich der Nahrungszufuhr in Pflanzen.

Humuszehrer. Da die Pilze nur bei Darbietung geeigneter organischer Nahrung gedeihen, so folgt aus dem Fortkommen von chlorophyllfreien (Agaricus und andere Pilze, Monotropa, Lathraea, Epipogon u. s. w.) oder sehr chlorophyllarmen Saprophyten[4]) (Neottia u. s. w.) im Humusboden, dass dieser die nöthige organische Nahrung liefert. Welche Stoffe gewonnen werden, ist um so weniger sicher und allgemein zu sagen, als der sog. Humusboden ein inconstantes Gemisch von organischen Resten und deren Zersetzungsproducten ist (vgl. § 28). Da aber Wasser oft nur geringe Mengen der Humussubstanzen auflöst[5]), so ist wahrscheinlich, dass die Organismen oft durch lösende Wirkungen bei der Erwerbung der Nahrung mitwirken. Hierbei dürften diejenigen Pilze eine wesentliche Bedeutung haben, welche mit dem Wurzelsystem symbiotisch zur Mykorhiza (§ 65) vereint sind, die sich nahezu bei allen typischen phanerogamen Saprophyten findet[6]). Durch das Ausstrahlen dieser Pilze wird auch ein grösseres Terrain beherrscht, als es das nur wenig ausgebreitete Wurzelsystem von Neottia, Epipogon, Corallorhiza u. s. w. vermuthen lässt. In jedem Falle ist es aber begreiflich, dass, wie Drude[7]) fand, mit der Weiterentwickelung ein Nahrungsmangel eintritt, wenn eine noch jugendliche Neottia mit einem nur mässigen Erdballen ausgehoben ist und nur aus dieser beschränkten Erdmasse Nahrung ziehen kann.

Auf die Eigenthümlichkeiten einzelner Saprophyten und Parasiten kann nicht eingegangen werden. Soweit es höhere Pflanzen betrifft, ist die hauptsächlichste Literatur bei Goebel[8]) und bei Frank[9]) zu finden. Ueber Pilze geben die Sammelwerke von de Bary und Zopf Auskunft. In diesen Werken, sowie in der auf Bacterien bezüglichen Literatur sind ferner zahlreiche Beispiele für obligate, facultative und temporäre Parasiten mitgetheilt.

---

1) Saussure, Annal. d. Chemie u. Pharm. 1842, Bd. 42, p. 275.
2) Boussingault, Annal. d. chim. et d. phys. 1841, III sér., Bd. 1, p. 208.
3) Schleiden, Grundzüge 1845, 2. Aufl., Bd. II, p. 469.
4) Vgl. Johow, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 479.
5) Siehe Sachsse, Agriculturchemie 1888, p, 122. — Versuche, mit künstlichen Humuslösungen grüne Pflanzen zu ernähren, sind ohne Bedeutung. Derartige Versuche wurden z. B. angestellt v. Hartig (Liebig, Die Chemie etc. 1840, p. 192); Saussure, 1842 l. c.; Unger, Flora 1842, p. 241; Wiegmann, Bot. Ztg. 1843, p. 801; Trinchinetti, ebenda 1845, p. 112. — Auch fällt nicht sehr ins Gewicht, dass die Humuslösungen schwierig diosmiren. Vgl. Detmer, Versuchsstation 1871, Bd. 14, p. 279; Simon, ebenda 1875, Bd. 18, p. 470; Grandeau, Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 988.
6) Johow, l. c., p. 501.
7) Drude, Die Biologie v. Monotropa 1873, p. 26.
8) Goebel, Entwickelungsgeschichte d. Pflanzenorgane 1883, p. 361.
9) Frank, Lehrbuch 1892, p. 559. Von neuerer Literatur sei noch genannt Heinricher, Cohn's Beiträge z. Biologie 1895, Bd. 7, p. 364 (für Lathraea).

Die Phanerogamen sind in geringerem Grade accommodationsfähig, doch scheinen bei den chlorophyllführenden Rhinanthaceen ebenfalls die genannten Abstufungen vorzukommen[1]. So sind nach allen Erfahrungen Euphrasia, Rhinanthus, Melampyrum arvense obligate Wurzelparasiten[2], während nach Regel[3] Pedicularis und Bartsia, nach Kerner[4] Odontites lutea auch dann gedeihen, wenn keine Gelegenheit geboten ist, Haustorien in die Wurzeln anderer Pflanzen zu treiben. Auch Thesium scheint ein obligater Wurzelparasit zu sein, während es noch nicht entschieden ist, ob Gleiches für die heimischen Arten von Polygala[5] gilt. Zu den Saprophyten würde aber schon Melampyrum pratense zählen, das nach Koch[6] die Haustorien nur in schon abgestorbene Pflanzentheile treibt.

Dagegen kommt bei Orobanche[7], Cuscuta[8], Rafflesia und manchen anderen Parasiten zwischen Wirth und Parasit ein ähnlicher gegenseitiger Anschluss der vasalen und cribralen Elemente zu Stande, wie beim Pfropfen zwischen Pfropfreis und Unterlage. Bei Euphrasia und Rhinanthus[9] wird aber ein solcher Anschluss nicht immer erreicht und bei Viscum bleibt derselbe auf die trachealen Elemente, also auf die Wasserbahnen beschränkt (Peirce, l. c.). Dieses deutet vielleicht darauf hin, dass Viscum von dem Wirthe nur Wasser und darin gelöste Salze zugeführt erhält, also nur ein Wasserparasit ist. Indess sind diese anatomischen Thatsachen allein nicht beweisend, denn, wie die Entleerung der Endosperme lehrt, können stickstofffreie und stickstoffhaltige Nährstoffe auch durch Vermittelung parenchymatischer Gewebe schnell und reichlich übergeführt werden. Auch einige Versuche Pitra's[10], in welchen die Aeste geringelt wurden, können nicht als entscheidend dafür angesehen werden, dass Viscum von der Nährpflanze nur Wasser und Aschenbestandtheile bezieht. Es ist schon darauf hingewiesen, dass möglicher Weise zwischen der Mistel und ihrem Wirthe ein mutualistisches Verhältniss besteht[11].

§ 65. Die Mittel zum Erreichen der organischen Nahrung.

Um an ihrer Wohnstätte zu gedeihen, muss die Pflanze unter allen Umständen so beschaffen sein, dass sie unter den obwaltenden Bedingungen und Verhältnissen die ansehnliche Menge organischer Nahrung gewinnt, welche sie zum Gedeihen und zum Unterhalt ihres Lebens bedarf. Demgemäss ist bei den

1) Entgegen anderen Angaben ist Monotropa nur Saprophyt. Johow, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 480.

2) Entdeckt von Decaisne, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 2. Vgl. Koch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 1.

3) Regel, Die Schmarotzergewächse, Zürich 1854, p. 34.

4) Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 167.

5) Focke, Abhandlg. d. naturwiss. Vereins zu Bremen 1875, Bd. 4, p. 278.

6) Koch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 33.

7) Koch, Entwickelung von Orobanche 1887, p. 63.

8) Peirce, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 324.

9) Koch, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20, p. 22; Bd. 22, p. 18.

10) Pitra, Bot. Zeitung 1861, p. 63.

11) Eine solche Ansicht wurde von R. Hartig ausgesprochen (Bot. Jahresbericht 1875, p. 955).

autotrophen Pflanzen die ganze Gestaltung geradezu von der zweckmässigen Unterbringung des Chlorophyllapparates beherrscht. Da aber die chlorophyllfreien Organismen dazu bestimmt sind, unter mannigfach verschiedenen Verhältnissen zu leben und ihre Nahrung zu erwerben, so ist nicht zu verwundern, dass in diesen heterotrophen Wesen in Anpassung an so verschiedene Aufgaben und Bedingungen besondere Eigenthümlichkeiten in der Lebensweise und in der Gestaltung in sehr reichem Maasse ausgebildet sind.

Eine Schilderung der vielen speciellen Eigenthümlichkeiten ist indess nicht die Aufgabe einer allgemeinen Physiologie, wie schon in Kap. IV hervorgehoben wurde, in welchem die für alle Fälle maassgebenden Principien der Stoffaufnahme erörtert sind. In Anlehnung an diese kann in Folgendem, unter Anknüpfung an Beispiele, nur in ganz genereller Weise auf die Mittel und Wege und auf die Combinationen hingewiesen werden, die bei der heterotrophen Gewinnung von Nahrung in Anwendung kommen.

Zunächst sei nochmals daran erinnert, dass zwar die Plasmodien der Myxomyceten befähigt sind, feste Körper, auch lebendige Wesen, zu verschlingen und unverarbeitete und unverdaute Reste als Excremente auszustossen (§ 19), dass aber die übrigen Pflanzen nur gelöste Stoffe aufnehmen. Um solche Aufnahme zu erreichen, wird öfters die lösende Wirkung von Secreten benutzt und besonders von den heterotrophen Pflanzen wird dieses Mittel sehr ausgedehnt angewandt, theils um organische Körper extracellular zu verdauen, theils um sich den Weg in todte Massen oder in den Körper von lebenden Wesen zu bahnen. Durch solche Eingriffe oder direct durch Stoffwechselproducte kann auch der Tod eines vegetabilischen oder animalischen Organismus herbeigeführt werden. Wenn dann die tödtende Pflanze (Bacterium, Fadenpilz u. s. w.), die Leiche ausbeutet, so ist Vergiftung zur Erreichung der Beute und der Nahrung nutzbar gemacht. Die Pflanzen, insbesondere Microorganismen sind aber im Naturhaushalt in hervorragender Weise mit der Aufgabe betraut, durch ihre eigene Ernährung und Thätigkeit für weitere Veränderung und Zerstörung der Leichen und der organischen Reste von Pflanzen und Thieren und so auch für die Bildung des Humus zu sorgen, der den humuszehrenden Saprophyten die organische Nahrung liefert und der als Culturboden eine eminente Wichtigkeit besitzt (§ 51). Friedliches Walten in gegenseitiger Unterstützung ist überhaupt im Naturhaushalt neben Kampf und Tod eine eiserne Nothwendigkeit und ausser dem mannigfachen, disjuncten, simultanen und succedanen Zusammenwirken treten in der mutualistischen Symbiose lebendige Organismen in engerer und festerer Verkettung zu einem einheitlichen Consortium zusammen, das auf Gegenseitigkeit begründet und auf harmonisches Zusammenwirken berechnet ist.

Bei den an die Scholle gefesselten Pflanzen wird in Absicht auf die Gewinnung organischer Nahrung durch die Ausbreitung des Wurzelsystems die aufnehmende Fläche vergrössert, sowie neues Terrain erobert und bekanntlich übertrifft z. B. bei einem Mucor das Wurzelsystem gewaltig den aus dem Substrat hervortretenden Sporangienträger. (Vgl. § 25, 26.) Ebenso wie die Aschenbestandtheile kann auch organische Nahrung den festgewurzelten Pflanzen als Lösung im Bodenwasser oder auch als Staub durch die Luft zugeführt werden. So besitzen z. B. die sog. Humussammler Einrichtungen, um die zufliegenden Blätter, Staubmassen u. s. w. zu fernerer Ausbeutung festzuhalten (§ 27) und

bei den Insectivoren werden zufliegende Insecten gefangen und durch Verdauung zu Nährzwecken nutzbar gemacht.

Die mit freier Ortsbewegung begabten Organismen können aber auch activ der Nahrung nachgehen, die vielfach als anlockender Reiz auf Bacterien, Myxomyceten u. s. w. wirkt. Doch wird durch eine locale Anhäufung von Nahrung öfters auch eine Anlockung wachsender Pilzfäden und eine geförderte Ausbreitung derselben in dem guten Nährboden veranlasst (vgl. § 26). Chemotactische Reize sind ferner in hervorragender Weise bei dem Eindringen der Parasiten betheiligt, aber auch in der mutualistischen Symbiose erfordert das Zusammentreten und Zusammenhalten jedenfalls eine Wechselwirkung, die ebenfalls nicht selten in der besonderen Gestaltung des Consortiums zum Ausdruck kommt.

Flechten. Ein schönes Beispiel solcher mutualistischen Symbiose sind bekanntlich die Flechten, in welchen aus der Vereinigung von Algen und Pilzen Lebewesen von specifischer Gestaltung geschaffen sind, die theilweise sogar mit besonderer Zähigkeit der Ungunst klimatischer Verhältnisse trotzen. Offenbar ist also diese Vereinigung (unter normalen Verhältnissen) zu gegenseitigem Vortheil ausgeschlagen und bei einer Flechte, die auf einem nackten Felsen gedeiht, ist es gewiss, dass der Pilz mit organischer Nahrung von der Alge versorgt wird, für die das wie ein Wurzelsystem wirkende Pilzmycel Nährsalze und Wasser liefert und da, wo Peptonalgen vorliegen, auch für die Zubereitung und die Zuführung von Proteinstoffen zu sorgen hat[1]).

Infusorien. Während es bei den Flechten, aber auch beim Propfen, nur zu einem engen Aneinanderlegen der Contrahenten kommt, ist manchen winzigen Algen im Protoplasmakörper gewisser Infusorien und Protozoen eine Stätte des Wohnens, Vermehrens und Wirkens gewährt. Dafür schaffen die Algen (in gleicher Weise wie die Chlorophyllkörper) für ihren Wirth auf photosynthetischem Wege organische Nahrung und in manchen Fällen ist es noch nicht endgiltig entschieden, ob es sich um Algen oder um Chlorophyllorgane handelt[2]).

Leguminosen. Lehrreich für die mutualistische Symbiose chlorophyllfreier Organismen und Organe sind die Leguminosen, deren Wurzeln eine Wohnstätte einem Bacterium gewähren, durch dessen Vermittelung der freie Stickstoff assimilirt und nutzbar gemacht wird (§ 69).

Mykorhiza. Voraussichtlich handelt es sich um einen Mutualismus bei der sog. Mykorhiza, bei der Association von Wurzeln und Pilzen, die unter den höheren Pflanzen bei fast allen Saprophyten, jedoch auch bei nicht wenigen chlorophyllreichen Pflanzen gefunden wird[3]). Dabei haben sich die Pilze ent-

---

1) Vgl. p. 352. — Weiteres in den Lehrbüchern, sowie bei **Lindau**, Lichenolog. Unters. 1895, Bd. I; **Reinke**, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894 u. 1895. — **Warming**, Lehrb. d. ökologisch. Pflanzengeographie 1896, p. 98. bezeichnet diesen Fall von Symbiose als »Helotismus«.

2) **Bütschli**, Protozoen 1887—89, Bd. III, p. 1473; **Dantec**, Annal. d. l'Institut Pasteur 1892, Bd. 6, p. 190 u. die an diesen Stellen cit. Literatur. Vgl. auch § 52. — Ueber das Vorkommen von Nostoc in Gunnera (vgl. **Jönsson**, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 12). Auf die nur als Einmiether zu betrachtenden Algen wird hier nicht eingegangen. Siehe **Möbius**, Biolog. Centralbl. 1891, Bd. 11, p. 545; **Schneider**, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 13.

3) **Frank**, Bericht d. bot. Gesellschaft 1885, p. 128 u. XXVII, ebenda 1887, p. 395;

weder, wie bei manchen Orchideen, Ericaceen, Epacrideen, im Innern der lebendig bleibenden Zellen[1]) angesiedelt (endophytische Mykorhiza Fig. 54) oder die Wurzel ist mit einem Mantel von Pilzfäden umsponnen (epiphytische Mykorhiza

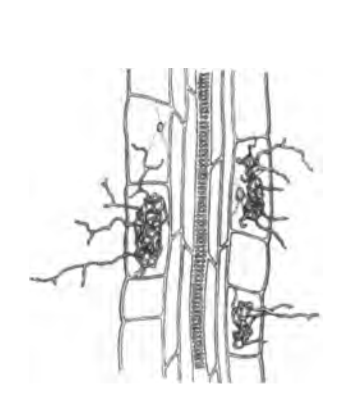


Fig. 54. Schnitt aus der Wurzel von Calluna vulgaris mit endophytischer Mykorhiza. (Vergr. 375.)

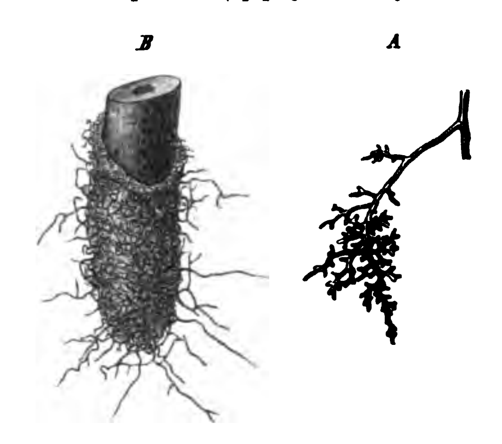


Fig. 55. Fagus sylvatica. *A* Stück einer Mykorhizawurzel (Vergr. 2.); *B* eine Wurzelspitze, an der oben der Pilzmantel entfernt ist. (Vergr. 30.)

von Monotropa, Cupuliferen u. s. w., Fig. 55) und Hand in Hand damit ist bei den Bäumen gewöhnlich eine reichlichere Auszweigung der Wurzeln eingetreten. In beiden Fällen erstrecken sich Pilzfäden, und zwar oft weithin in den Boden und es wurde schon früher (§ 64) hervorgehoben, dass dieses bei den Saprophyten, welchen Wurzelhaare oft fehlen, für die Erwerbung organischer Nahrung aus dem Humusboden von Bedeutung sein dürfte. Ein strenger Beweis für diese Annahme ist freilich noch nicht erbracht. Wohl aber wird nach Frank das Wachsthum der Cupuliferen[2]) und von Pinus[3]) wesentlich beeinträchtigt, wenn durch Cultur der Keimpflanzen in sterilisirtem Humusboden die Association der Wurzeln mit Pilzen verhindert ist.

Ob freilich eine solche Begünstigung durch die Mykorhiza bei allen Pflanzen und unter allen Cultur- und Ernährungsbedingungen zutrifft, ob ferner diese symbiotische Vereinigung immer ganz dieselbe Bedeutung hat, müssen fernere Untersuchungen entscheiden. Eine Zufuhr organischer Nahrung, die für die

1888, p. 248; 1891, p. 248; P. E. Müller, Bot. Centralbl. 1886, Bd. 26, p. 22; Johow, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 475 (Saprophyten); Schlicht, Landwirth. Jahrb. 1889, Bd. 18, p. 499; Höveler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 302; Sarauw, Beibl. z. Bot. Centralbl. 1896, Bd. 6, p. 24; Groom, Annals of Botany 1895. Bd. 9, p. 356. Die weitere Lit. ist in diesen Arbeiten, ferner in Frank, Lehrb. Bd. I. p. 274, sowie bei Frank, Krankheiten d. Pflanzen 1895, II. Aufl., Bd. I, p. 298 zu finden (Janse, Annal. d. jard. bot. d. Buitenzorg 1896, Bd. 14, p. 180).

1) Die Aufnahme von lebendigen Organismen und selbst das Eindringen gewisser Parasiten (vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 422) führt nicht nothwendig den Tod des Protoplasten herbei. Dieser bleibt auch z. B bei der symbiotischen Aufnahme von Algen in Infusorien, von Stickstoffbacterien in die Zellen der Wurzel lebend, ebenso bei einer Vaucheria, in der sich Räderthiere einnisteten.

2) Frank, l. c. 1888, p. 265; Abbildungen bei Frank, Pflanzenkrankh. 1895, p. 291.

3) Frank, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 72, p. 18.

echten Saprophyten unerlässlich ist, dürfte für die Cupuliferen u. s. w. nicht von Belang sein, es sei denn, dass für diese Pflanzen der Gewinn organischer Verbindungen des Stickstoffs oder der Aschenbestandtheile vortheilhaft ist. Es würde dann ferner zu entscheiden sein, ob solche Verbindungen aus dem Boden bezogen oder durch Vermittelung der Pilze formirt werden. (Ueber Peptonalgen in gewissen Flechten vgl. § 64.) Vielleicht wirken auch die Pilze vermittelnd und begünstigend durch die Assimilation von Ammoniaksalzen, die für die meisten höheren Landpflanzen eine weit schlechtere Stickstoffnahrung sind, als salpetersaure Salze (§ 70), die gerade im Waldboden öfters nur spärlich vorhanden sein sollen [1]). Ferner ist die erhebliche Vergrösserung der aufnehmenden Oberfläche durch die Pilzfäden zu beachten, die zudem im allgemeinen energischere Lösungswirkungen ausüben, als Wurzeln und Wurzelhaare. Unerwiesen und unwahrscheinlich ist die Annahme Frank's [2]), nach welcher die Pilze von der Wurzel zu fernerer Verspeisung cultivirt werden. Dieser Schluss ist auch dann nicht gerechtfertigt, wenn die normal abgestorbenen Pilzfäden von der Wurzel ausgenutzt werden, denn in solcher Weise werden die zu Grunde gegangenen Bacterien und Pilze in einer Reincultur sogar von ihresgleichen aufgezehrt.

Uebrigens arbeiten Pilze, sowie Bacterien auch ohne conjuncte Symbiose in mannigfacher Weise für die Bereitung der Nahrung und des Nährbodens anderer Pflanzen. In richtiger Würdigung der gegenseitigen Abhängigkeit im gesammten Kreislauf ergiebt sich von selbst, dass in Hinsicht auf die Mykorhiza, wie immer sie wirken mag, die Principien der heterotrophen Ernährung — entgegen der Ansicht von Frank — eine Verschiebung nicht erfahren.

Aufgehellt ist auch noch nicht, warum sich in demselben Boden nur bei bestimmten Pflanzen Mykorhiza bildet. Ferner ist noch nicht entschieden, inwieweit derselbe Pilz sich mit den Wurzeln verschiedener Pflanzen associirt. Da aber die Bildner der endophyten und epiphyten Mykorhizen offenbar verschiedenartig sind, so ist wohl anzunehmen, dass öfters verschiedene Arten und Wechselwirkungen in Betracht kommen. Wenn nach Frank gerade eine Anzahl der gewöhnlichen Humuspilze Mykorhiza formiren, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass in anderen Fällen der Mykorhizapilz in geringem Grade zu freiem Leben befähigt ist.

Der Humusboden ist aber nach den bisherigen Erfahrungen eine Bedingung für die Entstehung und Erhaltung der Mykorhiza und wenn von diesem aus Wurzeltheile in reinen Sand vordringen, pflegt an denselben die Mykorhiza zu schwinden, die auch in einer Wassercultur noch nicht beobachtet wurde [3]). Mit der Ausbildung der Mykorhiza pflegt eine weitgehende oder totale Unterdrückung der Wurzelhaare Hand in Hand zu gehen, die bei der Mehrzahl der echten phanerogamen Saprophyten ganz fehlen. Die besagte Correlation ist übrigens nur ein weiteres Beispiel dafür, dass die Ausbildung der Wurzelhaare durch äussere Verhältnisse erheblich beeinflusst wird (§ 26).

---

1) Baumann, Versuchsstation 1887, Bd. 33, p. 302; Ebermayer, Ber. d. bot. Ges. 1888, p. 217. — Da sich Nitrat nur da anhäuft, wo Speicherbedingungen vorhanden sind, so lassen sich nicht, wie es Frank (l. c. 1888, p. 249) thut, aus dem Fehlen von Nitrat in der Mykorhiza bestimmte Schlüsse ziehen.

2) Frank, l. c. 1891, p. 244; Lehrbuch p. 561. — Ueber Pilzgärten einiger Ameisen siehe A. Möller, in Botan. Mittheilungen a. d. Tropen v. Schimper 1893, Heft 6.

3) Frank, l. c. 1888, p. 253. — Nach Johow (l. c., p. 506) bildet sich in Luftwurzeln der Orchideen nur auf der Contactseite Mykorhiza aus.

Historisches. Die schon lange bekannte endophyte Mykorhiza[1]) wurde von mir[2]) vermuthungsweise als eine ernährungsphysiologische Symbiose angesprochen und eine solche Ansicht äusserte Kamienski[3]) in Bezug auf die von ihm entdeckte epiphytische Mykorhiza von Monotropa. Die ausgedehnte Verbreitung von Mykorhizen wurde indess erst von Frank (l. c.) nachgewiesen, dem wir die weiteren Studien über diesen Gegenstand verdanken und der die Bezeichnung Mykorhiza einführte.

Eindringen der Parasiten. Kann auch nicht auf die überaus mannigfachen Eigenschaften und Eigenthümlichkeiten der Parasiten eingegangen werden, so ist es doch am Platze, einiges über die allgemeinen Mittel und Wege zu sagen, durch welche der Parasit seinen Weg in den Wirth findet. Aus den Untersuchungen Miyoshi's[4]) ist bekannt, dass bei diesem Eindringen die anlockenden chemotropischen Reize (Bd. II) von entscheidender Bedeutung sind. Denn Pilze, die über ein Blatt indifferent hinwachsen, dringen durch die Spaltöffnungen oder unter Durchbohrung der Epidermiswandung in das Innere, wenn durch schwache Injection des Blattes mit Fleischextract, Zucker, Pflanzendecoct etc. eine entsprechend gerichtete Reizlockung erzielt wird. Gleiche Erfolge werden mit den verschiedensten Pilzen, auch z. B. mit dem normal saprophytischen Penicillium glaucum und Aspergillus niger erzielt, wenn ein isolirtes Epidermisstück oder eine künstliche Cellulosehaut das eine Mal auf Wasser, das andere Mal auf eine Lösung des Reizstoffes gelegt und auf der anderen Seite mit den Sporen besäet wird.

Durch den Reiz wird aber dem Pilzfaden nur ein bestimmt gerichtetes Streben inducirt, und es ist nunmehr die Aufgabe des Pilzes, sich den Weg durch die Wandung nach dem lockenden Ziele hin zu bahnen. Das wird erreicht, indem secernirte Enzyme lösend und lockernd wirken, während zugleich die wachsende Spitze fortwährend nachdrängt. Darf man also von einem Durchlösen sprechen, so ist doch die mechanische Druckleistung der feinen Spitze nicht zu unterschätzen und z. B. ausreichend ein sehr dünnes Goldhäutchen zu durchbohren (Miyoshi l. c.). Ja Keimwurzeln wirken mit einer Druckkraft von 8—15 Atmosphären und bahnen sich, wenn der Spitze ein Ausweichen durch entsprechende Widerlagen unmöglich gemacht ist, rein mechanisch den Weg in das Innere von Blättern, Stengeln und anderen lebendigen Organen[5]). Indess wirken bei dem Eindringen von Cuscuta[6]) augenscheinlich zellhautlösende Enzyme mit und das dürfte wohl bei den parasitären Phanerogamen die Regel sein.

Wie bei Cuscuta durch den Contactreiz die Entstehung des sich anschmiegenden Haustoriums veranlasst wird, das nunmehr als Widerlage für den aus ihm hervorbrechenden Infectionskörper dient (Peirce l. c.), so kommt es bei manchen Pilzen (Botrytis cinerea) ebenfalls zur Bildung von auffälligen Haftorganen[7]) und

---

1) Lit. bei Wahrlich, Bot. Ztg. 1886, p. 481; Johow, l. c., p. 503.
2) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 497.
3) Kamienski, Bot. Ztg. 1881, p. 461.
4) Miyoshi, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 269; Bot. Ztg. 1894, p. 23.
5) Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistung 1893, p. 372; Peirce, Bot. Ztg. 1894, p. 169. Näheres in Bd. II.
6) Peirce, Annals of Bot. 1894, Bd. 8, p. 101.
7) De Bary, Bot. Ztg. 1886, p. 414; Büsgen, ebenda 1893, p. 69.

in jedem Falle ist eine genügende Fixirung (Adhäsion) des Pilzfadens nothwendig, wenn die Spitze beim Durchbohren der Haut mit erheblichem Drucke wirken soll.

Nach Obigem versteht man, dass das bis dahin unterbliebene Eindringen eines Pilzes durch die Verletzung einiger interner Zellen, d. h. durch die Reizwirkung der injicirenden Inhaltsstoffe veranlasst wird. Natürlich spielt neben den Eigenschaften des Pilzes die Dicke und Qualität der Haut u. s. w. immer mit. Zudem ist das von diesen und manchen anderen Umständen abhängige Einbohren nur immer eine, allerdings nothwendige Voraussetzung, und von vielen anderen Umständen hängt es ab, ob der Eindringling sich siegreich behauptet. Jedenfalls handelt es sich immer um eine verwickelte Resultante, wie schon aus der Einschränkung der Parasiten auf bestimmte Nährpflanzen hervorgeht. Diese interessanten und verwickelten Fragen können indess hier um so weniger behandelt werden, als bisher eine nähere Zergliederung und Abwägung der Factoren in keinem Einzelfalle durchgeführt wurde [1]. Uebrigens stellen alle Infectionskrankheiten analoge Probleme.

Lösung durch Secrete. Wie schon bemerkt, werden gerade von den heterotrophen Pflanzen Secretionen vielfach benutzt, um Lösungen zu erzielen oder bereits gelöste Stoffe durch chemische Umwandlung zugänglich zu machen. Neben Säuren und Alkalien (vgl. § 28) dienen zu solchen Zwecken besonders die sog. Enzyme oder Fermente, d. h. Körper specifischer Wirkung, welche den ökonomischen Vortheil gewähren, dass mit einem sehr geringen Quantum eine sehr ansehnliche Menge eines anderen Körpers umgewandelt (hydrolytisch gespalten) wird. Hier betrachten wir die Secretion und ihre Wirkung nur als Mittel zur Gewinnung von Nahrung und verweisen im übrigen auf § 91, in welchem noch weiter von den Fermenten die Rede sein wird, die vielfach auch in internen Stoffwechselprocessen Verwendung finden.

Die ganze Lebensweise bringt es mit sich, dass gerade bei Pilzen (incl. Bacterien) eine extracellulare Wirkung durch Enzyme in mannigfachster Weise angewandt wird. So hörten wir schon, dass mit Hilfe von zellhautlösenden Enzymen die Durchbohrung von Wandungen (Cellulose, Cuticula, Holz) erreicht wird und bei den in Insecten lebenden Pilzen (Empusa, Entomophthora, Botrytis Bassiana u. s. w.) wird ein das Chitin lösendes Enzym benutzt [2], während zum Durchbohren der Eierschale schon die Secretion von Säure genügt.

Vielfach werden diastatische Enzyme secernirt, die überhaupt im Pflanzenreich verbreitet sind, und es ist klar, dass ein Schimmelpilz, ein Bacterium nur dann von Stärke leben kann, wenn es dieselbe durch ein Secret in lösliche und aufnehmbare Producte umzuwandeln vermag. In analoger Weise wird durch ein zellhautlösendes Enzym die Reservecellulose in Samen mobilisirt, ferner die Nahrung für die das Holz durchwuchernden und zerstörenden Pilze gewonnen, sowie die Vergährung der Cellulose durch Bacterien ermöglicht. Ebenso ist die Spaltung des Rohrzuckers nothwendig, um dessen Vergährung den Glucose-

---

1) Vgl. z. B. de Bary, Pilze 1884, p. 420 u. Botan. Ztg. 1886, p. 441; Miyoshi, l. c. 1895; Brefeld, Unters. a. d. Gesammtgebiete d. Mykologie 1895, XI, p. 90; Erikson, Zeitschrift f. Pflanzenkrankheiten 1895, V, p. 80.

2) Miyoshi, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 29, p. 277; Lit. bei de Bary, Pilze 1884, p. 399; Zopf, Pilze 1890, p. 180.

hefen zu ermöglichen, und Invertin wird überhaupt von vielen Pilzen ausgeschieden.

Weiter sind peptonisirende (proteolytische) Enzyme erforderlich, sobald es auf die Benutzung fester Fleischkost abgesehen ist. Solche Fermente werden denn auch von den insectenfangenden Pflanzen zur Verdauung der Beute verwandt und schon die Verflüssigung der Gelatine durch viele Bacterien und gewisse Pilze (Penicillium glaucum, Aspergillus niger) demonstrirt die Secretion eines proteolytischen Enzyms[1]). Diese Bezeichnung ist ebenso wie »Diastase« aber nur ein Gattungsbegriff, und zwar produciren die Bacterien im allgemeinen ein tryptisches, d. h. in alkalischer Lösung wirksames Enzym, während das Enzym der fleischverdauenden Phanerogamen und der obengenannten Pilze, wie das Pepsin des Magensaftes in saurer Lösung wirksam ist (vgl. § 91). Ausserdem vermögen viele Pilze und Bacterien z. B. Glycoside und Fette zu zerlegen.

Während manche Pilze (Aspergillus niger, Penicillium glaucum) zu allen genannten Actionen befähigt sind, ist der Wirkungskreis anderer Organismen auf eine oder wenige enzymatische Umsetzungen beschränkt. So wirkt das peptonisirende Secret von Drosera, Dionaea nicht diastatisch und umgekehrt fehlt in anderen Fällen (Pilze, Embryonen) neben Diastase ein proteolytisches Enzym. Schon hieraus folgt, dass ein Enzym nur einen begrenzten Wirkungsbereich hat (§ 91) und dass es unter Umständen für den Organismus wichtig ist, gleichzeitig einige Enzyme auszuscheiden. Ein gleicher Erfolg wird gelegentlich aber auch durch das Zusammenwirken von zwei Organismen erreicht, denn es genügt z. B. die diastatische Wirkung eines Pilzes, um die Spaltungsproducte der Stärke auch einem anderen Organismus zugänglich zu machen.

Wie aller Stoffwechsel wird auch die Secretion und Production der Enzyme regulatorisch gelenkt. Demgemäss beginnt unter Umständen erst mit gewissen Entwickelungsstadien[2]) die Ausscheidung eines Enzymes, dessen Erscheinen in anderen Fällen durch die Nahrung oder andere Eingriffe veranlasst oder mehr oder minder gehemmt wird. So beginnt bei Dionaea erst nach dem Fangen eines Insectes, d. h. durch einen chemischen Reiz die Secretion von Pepsin und wir werden weiterhin erfahren, dass zuweilen in auffälliger Weise das Bedürfniss regelnd wirkt, dass bei genügender Darbietung von Zucker die Secretion des diastatischen, durch Pepton die Secretion des proteolytischen Enzyms unterdrückt wird (§ 91). Mit Rücksicht auf diese variable Bethätigung ist nicht zu verwundern, dass die Versuche mit demselben Organismus nicht immer zu übereinstimmenden Resultaten führten. Uebrigens ist auch die Action eines real vorhandenen Enzyms variabel. Ich erinnere nur daran, dass eine Ansäuerung, die das Trypsin unwirksam macht, für das verwandte Pepsin gerade die Actionsbedingungen herstellt.

Obgleich Enzyme sehr ausgedehnt angewandt werden, so sind sie doch für diejenigen heterotrophen Organismen, die gelöste Stoffe als Nahrung benutzen,

---

1) Nach **Beyerinck** (Bot. Ztg. 1890, p. 729) verflüssigt auch eine grüne Alge, Scenedesmus acutus, die Gelatine.

2) Bspl. für Invertin bei **Wasserzug**, Annal. d. l'Institut Pasteur 1888, Bd. I, p. 525; **Bourquelot** u. **Graziani**, Bot. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 326; für Diastase **Duclaux**, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. III, p. 107.

nicht unbedingt nothwendig, und es scheint, dass selbst einige Bacterien keine Enzyme ausscheiden. Desshalb kann auch nur empirisch entschieden werden, ob z. B. ein phanerogamer Saprophyt für den Gewinn seiner Nahrung durch lösende Secrete sorgt, und auf deren Nothwendigkeit kann (mit Rücksicht auf die energische mechanische Wirkung wachsender Organe) nicht schlechthin aus dem Eindringen von Wurzelhaaren u. s. w.[1]) in todte Blätter, Humusmassen oder selbst in lebendige Pflanzentheile geschlossen werden.

Wo es sich um Lösung, um extracellulare Verdauung todter Massen handelt, sind allerdings Enzyme nothwendig. Bei der Wechselwirkung lebendiger Organismen oder Organe darf man aber nicht alle Erfolge auf übergetretene Enzyme schieben, da auch ein anderer Anstoss sehr wohl die mannigfachsten Umsetzungen in den lebendigen Zellen veranlassen kann. Das gilt u. a. auch für die Entleerung der Endosperme und wir werden ferner (§ 109) hören, dass und warum deren Aussaugung durch die Keimpflanze auch ohne eine secernirende Thätigkeit des Samenlappens erreichbar ist.

Von den zahlreichen Angaben[2]) über die Enzymbildung bei Pilzen und Bacterien können hier nur einige Beispiele erwähnt werden. Unter 62 Bacterienarten fand Fermi[3]) bei 24 ein proteolytisches, bei 20 ein diastatisches, bei 2 ein invertirendes Enzym, bei 16 kein Enzym. Die Vereinigung der 3 Enzyme wurde nur bei Bacillus megatherium, die Vereinigung von 2 der genannten Enzyme bei 2 Arten nachgewiesen.

Aspergillus niger und Penicillium glaucum gehören zu den Pilzen, die Diastase, Invertin, Celluloseferment, Pepsin und fettspaltendes Enzym produciren[4]). In sehr reichem Maasse wird von Aspergillus oryzae[5]) Diastase secernirt, die nach de Bary[6]) Peziza sclerotiorum fehlt, obgleich dieser Pilz Celluloseferment bildet. Ebenso bildet keine Diastase, wohl aber Invertin, Pepsin und Labferment (§ 91) Hormodendron hordei[7]). Der Mangel von Invertin ist z. B. bei Mucor alternans und circinelloides[8]), sowie bei einzelnen Hefearten[9]) beobachtet.

Bei den Myxomyceten finden sich ebenfalls alle Abstufungen zwischen energischen und verschwindenden extracellularen und intracellularen enzymatischen Wirkungen. So wirken Chondrioderma und Aethalium septicum[10]) nur schwach und nicht immer verdauend auf die aufgenommenen Eiweisskörper

1) Bspl. für Wurzelhaare: Drude, Biologie v. Monotropa u. Neottia 1873, p. 34; Schlicht, Landw. Jahrb. 1889, Bd. 18, p. 499; für Moose: Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 476; Höveler, ebenda 1892, Bd. 24, p. 293.

2) Weitere Beispiele bei Zopf, Pilze 1890, p. 177; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. 1, p. 197; Lafar, Technische Mykologie 1897. Ferner § 91 u. die dort citirte Lit.

3) Fermi, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 12, p. 715.

4) Bourquelot, Centralbl. f. Physiol. 1893, Bd. 7, p. 660; Hansen, Flora 1889, p. 88; Miyoshi, l. c., Schmidt, Flora 1891, p. 300.

5) Wehner, Centralbl. f. Bacter., II. Abth. 1895, Bd. I, p. 152, 218.

6) De Bary, Bot. Ztg. 1886, p. 422.

7) Bruhne, in Zopf's Beitr. z. Phys. u. Morph. nieder. Organ 1894, I, p. 26.

8) Gayon, Annal. d. scienc. naturell. 1882, VI. sér. Bd. 14, p. 46.

9) Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1893, Bd. 11, p. 70.

10) Čelakovský, Flora, Ergzbd. 1892. p. 227. Aus d. dort. cit. Lit. ist zu ersehen, dass von Krukenberg aus Aethalium ein proteolytisches Enzym dargestellt wurde.

und Stärkekörner. Dagegen ist Plasmodiophora Brassicae auf das Eindringen in Pflanzen, sind Vampyrella vorax und Leptophrys Kützingii[1]) auf das Tödten und Verdauen von Algen angewiesen und Monas amyli[2]) löst sehr energisch Stärkekörner. Während also Vampyrella und Leptophrys tödtend auf die Beute wirken, bleiben in Chondrioderma, Aethalium die verschlungenen Organismen am Leben und in den Vacuolen können sich Bacterien sogar vermehren[3]). Die zuletzt genannten Myxomyceten lassen sich nach meinen Erfahrungen ohne Darbietung fester Nahrung in bacterienfreier Flüssigkeit cultiviren, während es noch unbekannt ist, ob Vampyrella und Leptophrys ohne Verarbeitung fester Nahrung gedeihen. Jedenfalls finden sich unter diesen Wesen und ebenso unter den zumeist dem Thierreich beigesellten Flagellaten und Ciliaten alle Abstufungen von der alleinigen Verwendung gelöster Stoffe bis zur Ernährung durch Verschlingen und Verdauen fester Nahrung[4]).

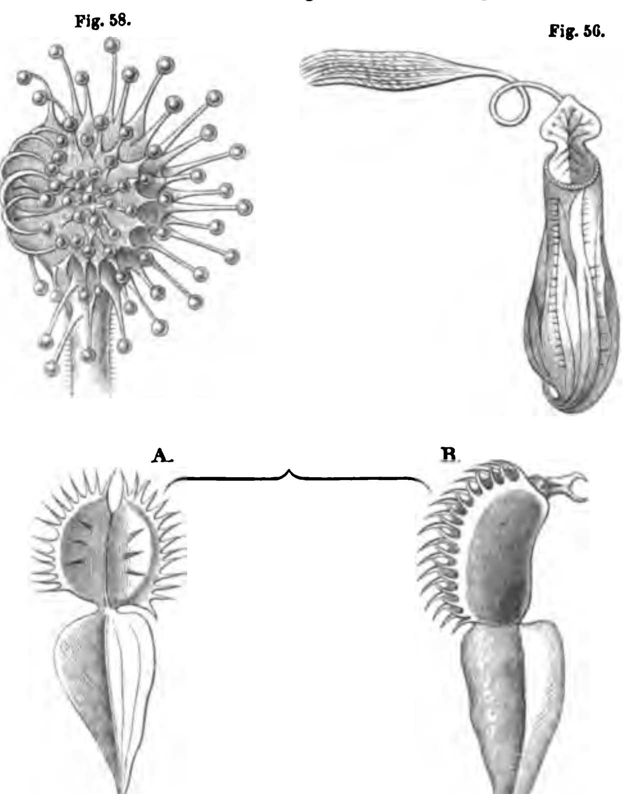


Fig. 56. Kanne von Nepenthes gracilis, verkleinert. — Fig. 57. Blätter von Dionaea muscipula. *A* geöffnet; auf jeder Blatthälfte sind die drei reizempfänglichen Haare sichtbar. *B*. In dem zusammengeschlagenen Blatt ist ein Ohrwurm gefangen. — Fig. 58. Blatt von Drosera rotundifolia, vergr. Die Drüsenhaare der linken Seite sind in Folge einer Reizung nach Innen gebogen.

Carnivoren.

Nach Abstammung der Nahrung giebt es in analogem Sinne wie bei den Thieren, Pflanzen, die von Pflanzenstoffen, von Fleischkost oder von gemischter Kost leben. Unter natürlichen Verhältnissen sind die insectentödtenden Pilze und manche Bacterien ganz allein auf Fleischkost angewiesen, während keine Phanerogame bekannt ist, die sich gänzlich mit Fleischkost ernährt oder allein mit solcher ernährbar ist. Wohl aber sind die sog.

1) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 481; Zopf, Unters. über Monadineen 1887, p. 24.
2) De Bary, l. c.
3) Čelakovský, l. c. p. 224; Pfeffer, Aufnahme ungelöster Körper 1890, p. 153.
4) § 19. Vgl. Bütschli, Protozoen 1883—1889, Bd. II, p. 694, Bd. III, p. 1797; Greenwood, Biol. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 777.

Insectivoren dazu befähigt, Insecten einzufangen und durch Verdauen derselben mit Hilfe des secernirten Pepsins ein kleines Quantum organischer Nahrung zu gewinnen.

Auf die besonderen Eigenthümlichkeiten dieser Carnivoren können wir hier ebensowenig eingehen, wie auf die überaus mannigfachen Eigenschaften der zahlreichen Parasiten und Saprophyten. Mit Verweis auf die einschlägige Literatur[1]) beschränken wir uns auf die kurze Angabe, dass z. B. bei Nepenthes (Fig. 56) Insecten in den kannenförmigen partiell mit Wasser gefüllten Schläuchen ersaufen, bei Dionaea (Fig. 57 *A.* und *B.*), Aldrovanda durch plötzliches Zusammenschlagen des mechanisch gereizten Blattes Insecten gefangen werden. Dieses wird bei Drosera, Drosophyllum, Pinguicula erreicht, indem die Thierchen an dem klebrigen Secret von Drüsenhaaren wie an Leimruthen haften bleiben, die sich bei Drosera (Fig. 58) allmählich nach Innen zusammenneigen. (Ueber die Reizvorgänge vgl. Bd. II.) Zum Einfangen sind hier also Einrichtungen nutzbar gemacht, die bei anderen Pflanzen zu anderen Zwecken dienen, ebenso wie das Anlocken durch Geruch, Farbe, Lockspeisen in den mutualistischen Beziehungen zwischen Pflanzen und Insecten eine grosse Rolle spielt. Zweckentsprechende Anpassungen, die für die Erreichung eines Zweckes immer unerlässlich sind, werden in ebenso wunderbarer Weise auch bei den carnivoren Pilzen gefunden[2]), und die frei herumschwärmenden Organismen bewegen sich sogar (wie das Thier) selbstthätig nach der Beute, von der sie öfters durch chemotactische Reize Witterung erhalten und angelockt werden.

Durch das kräftig wirkende Secret werden die gefangenen Insecten von den genannten Pflanzen in ähnlicher Weise verdaut wie durch den Magensaft. Die Aufnahme des Gelösten wird bei Dionaea durch das nachherige Abtrocknen des Blattes und bei dieser Pflanze wie bei den anderen Insectivoren ausserdem durch gewisse Reactionen[3]) in den resorbirenden Drüsenhaaren angezeigt. Neben anderen Stoffen wird auf diesem Wege eine im Verhältniss zum Bedarf nicht zu unterschätzende Menge von Pepton u. s. w. gewonnen, da unter normalen Verhältnissen oft eine erhebliche Zahl von kleinen Insecten verdaut wird und in den sehr ansehnlichen Kannen von Nepenthes auch grössere Insecten als Beute ausgenutzt werden[4]). Auf den Gewinn der Peptonnahrung dürfte es denn wohl auch in erster Linie abgesehen sein, da unsere Carnivoren (wie auch die parasitären Rhinanthaceen) in genügendem Maasse Kohlensäure assimiliren. Indess scheint nach den bisherigen Erfahrungen die organische Stickstoffnahrung zwar nicht absolut nothwendig, jedoch (wie auch bei manchen Pilzen) dem

---

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876; Drude, Insektenfr. Pflanzen in Encyklopädie d. Naturw. 1879, I, p. 113; Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1891—1893 II, p. 53; Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 111. — An diesen Orten sind auch zweifelhafte Fälle erwähnt. Ausserdem vgl. z. B. über Lathraea: Scherffel, Bot. Ztg. 1890, p. 416; Heinricher, Ber. d. Bot. Gesell. 1893, p. 7; Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 511; Goebel, Flora 1897, p. 444; über Polyporus applanatus Mac Millan, Bot. Centralbl. 1893, Bd. 53, p. 322.

2) Ueb. einen Nematoden fangenden Schimmelpilz siehe Zopf, Nova Acta d. Leopold. Akadem. 1888, Bd. 52, p. 321.

3) Vgl. De Vries, Bot. Ztg. 1886, p. 1; Goebel, l. c., p. 198, 170. Ferner die in diesem Buche in § 16 u. 11 citirte Lit. über Fällung u. Aggregation.

4) Goebel, l. c., p. 191; Haberlandt, Botanische Tropenreise 1893, p. 58.

Gedeihen recht förderlich zu sein. Wenigstens sollen die genannten Carnivoren auch ohne Insectennahrung fortkommen und A. Schenk konnte Aldrovanda vesiculosa während zweier Jahre in anorganischer Nährlösung cultiviren. Indess beobachtete schon Fr. Darwin[1]), dass Drosera rotundifolia beim Füttern mit Fleisch erheblich kräftiger gedeiht, und dieser Unterschied fiel noch weit ansehnlicher aus, als Büsgen[2]) seine vergleichenden Versuche schon mit der keimenden Pflanze begann und bis zum zweiten Jahre einen Theil der Pflanzen mit Blattläusen fütterte.

Wird nun in die Schlauchfallen von Sarracenia, Darlingtonia, Cephalotus[3]) und wahrscheinlich auch in dem Fangapparate von Utricularia[4]) kein Enzym ausgeschieden, so kann der Insectenfang doch ähnlichen Vortheil bringen, indem nach dem Tode, unter Mitwirkung bacterieller Zersetzung, lösliche Stickstoffverbindung geschaffen werden. Vielleicht gewähren auch die Thierchen, welche in den Fangblasen von Utricularia längere Zeit am Leben bleiben, schon durch die Excremente Nutzen[5]) und es würde dann eine Art von mutualistischem Verhältniss bestehen.

Tischutkin[6]) ist im Irrthum, wenn er für alle insectenfangende Phanerogamen nur bacterielle Verdauung annimmt, denn bei Drosera, Drosophyllum, Dionaea, Nepenthes u. s. w. kann über die Secretion eines proteolytischen Enzyms kein Zweifel bestehen. Dieses scheint immer ein nur bei Gegenwart von Säure wirksames Pepsin zu sein, doch ist die Natur der Säure unbekannt. Noch jüngst wurde von Dewèvre[7]) gezeigt, dass bei Drosophyllum, entgegen anderen Angaben[8]), keine Ameisensäure vorliegt. Auch ist die Annahme dieser Säure bei Dionaea[9]) und bei Drosera[10]) nicht sicher begründet. Ferner ist nicht erwiesen, ob die Citronen- und Aepfelsäure[11]) in der Kannenflüssigkeit von Nepenthes frei oder als Salz vorhanden ist. Enzym und Säure werden entweder immer oder erst in Folge einer Reizung ausgeschieden und in diesem Falle sind entweder nur gewisse stickstoffhaltige oder auch andere chemische Körper

---

1) Fr. Darwin, Exp. on the nutrition of Drosera 1878. Separatabz. a. Linnean. Soc. Journal Bd. 17. — Ferner Kellermann u. Raumer, Bot. Ztg. 1878, p. 209.

2) Büsgen, Bot. Ztg. 1883, p. 569.

3) Goebel, l. c., p. 170, 87.

4) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 369; Goebel, l. c., p. 173. — Ein Vortheil der Insectenfütterung wurde von Büsgen, Bericht der Bot. Ges. 1888, p. LV beobachtet.

5) Möglicher Weise kommt ähnliches in den Blattöhrchen mancher Lebermoose in Betracht, vgl. Goebel, l. c., p. 185, 209. Zu beachten ist, dass auch einige grüne Pflanzen, wie Splachnum, Tetraplodon nur auf bestimmten Excrementen gefunden werden.

6) Tischutkin, Bot. Centralbl. 1892, Bd. 50, p. 304 und 1893, Bd. 53, p. 322. — Näheres siehe bei Goebel, l. c., p. 164, 187, 190. Für Drosophyllum vgl. Dewèvre Annal. d. scienc. naturell. 1895, VIII. sér., Bd. I, p. 51.

7) Dewèvre, l. c., p. 39.

8) Goebel, l. c., p. 193.

9) v. Gorup Besanez, Bericht der chem. Gesellsch. 1876, p. 673. Vgl. Vines Bot. Jahresber. 1876, p. 935.

10) Will, Bot. Ztg. 1875, p. 716. — Nach Stein (Wunschmann, Ueber d. Gattung Nepenthes 1872, p. 25) handelt es sich um Citronensäure; nach Darwin, l. c. 1876, p. 78, um Propionsäure oder um eine Mischung von Essigsäure und Buttersäure. — Pilzarten produciren bekanntlich verschiedene Säuren (§ 85, 86).

11) Die Analysen von Völker aus dem Jahre 1849 sind mitgetheilt bei Balfour, Gardner's chronicle 1875, II, p. 67.

wirksam oder es erzielen auch mechanische Reize eine gewisse Vermehrung der Ausscheidung. In evidenter Weise beginnt bei Dionaea durch die chemische Reizung die Ausscheidung von Säure und Pepsin, während letzteres sich immer in der Kannenflüssigkeit von Nepenthes[1]) findet, die aber erst nach einem chemischen Reize erheblich sauer wird[2]).

Wenn auch schon im vorigen Jahrhundert das Fangen von Insecten und bis zu einem gewissen Grade das Verdauen beobachtet war, so wurden doch erst durch Darwin die Eigenschaften unserer Pflanzen näher bekannt. Dass nur ein specieller Fall der Nahrungsaufnahme vorliegt, wurde wohl zuerst von mir[3]) umfassend betont und eine richtige Würdigung der auf Fleischkost angewiesenen Pilze hätte von Anfang an lehren können, dass in diesen phanerogamen Carnivoren durchaus kein neues ernährungsphysiologisches Princip vorliegt.

§ 66. Nährwerth verschiedener Kohlenstoffverbindungen.

Dass den verschiedenen organischen Kohlenstoffverbindungen ein sehr ungleicher Nährwerth zukommt, lehrt am augenscheinlichsten ein Pilz, der, je nachdem ihm Zucker, Weinsäure, Glycerin, Ameisensäure u. s. w. geboten ist, gut, kümmerlich oder auch gar nicht gedeiht. Die Fähigkeiten sind aber, das geht des weiteren aus vergleichenden Versuchen hervor, specifisch verschieden, so dass der für die eine Art als gut befundene Nährstoff für einen anderen Pilz vielleicht eine schlechte und unzureichende organische Nahrung ist.

Der Nährwerth einer organischen Kohlenstoffverbindung kann nur durch das Experiment ermittelt werden, das ebenfalls darüber zu entscheiden hat, ob ein Element nothwendig ist und welche Verbindungen der Aschenbestandtheile und des Stickstoffs eine geeignete Nahrung abgeben. Der weiteren Aufgabe, diese fundamentalen und bleibenden Thatsachen causal zu erklären, kann bei dem unzureichenden Einblick in das maassgebende Getriebe nicht in allseitig zufriedenstellender Weise genügt werden (vgl. Kap. VIII). Jedoch ist mit dem Gedeihen jedenfalls soviel gewiss, dass durch die Verarbeitung der organischen Nahrung — soweit diese in Betracht kommt — alle unerlässlichen Bedingungen erfüllt werden, dass also durch den mannigfachen Umsatz des Nährstoffes nicht nur die Betriebsenergie gewonnen, sondern auch die für den Organismus unentbehrlichen Baumaterialien formirt werden. Denn wenn in dem überaus verwickelten und harmonisch zusammenwirkenden Getriebe ein einziges Glied seine Schuldigkeit nicht thut, ein einzelner unentbehrlicher Stoffwechselprocess nicht zur Ausführung kommt, dann ist in jedem Falle Wachsthum und Gedeihen gehemmt oder ganz unmöglich gemacht (§ 4).

So gedeihen, um ein anschauliches Beispiel zu wählen, Penicillium glaucum und viele andere Pilze mit Zucker als einziger organischer Nahrung, weil sie es verstehen, unter Ausnutzung anorganischer Stickstoffverbindungen die absolut noth-

1) Goebel, l. c., p. 189.

2) Siehe ferner z. B. über Drosera u. Pinguicula Goebel, l. c., p. 197, 181, über Drosophyllum, Dewèvre, l. c.

3) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 969.

wendigen Proteinstoffe aufzubauen. Geht diese Fähigkeit ab, dann ist eine Entwickelung ausgeschlossen, die aber unter Verwendung des gut ernährenden Zuckers eintritt, sobald eine geeignete organische Stickstoffverbindung dargeboten wird. In der That giebt es nicht wenige Pilze und Bacterien, die, wie ein Thier, Pepton oder Proteinstoffe bedürfen, während andere schon mit Asparagin gut oder doch ziemlich gut fortkommen (§ 64).

In dem regulatorisch gelenkten Lebensgetriebe kann aber ausser der mangelnden Formirung einer nothwendigen Verbindung vielerlei zur Hemmung und zum Stillstand führen. Auch hatten wir bereits Veranlassung darauf hinzuweisen, dass unter Umständen wohl schon der Nichtgebrauch bestimmter Organe und Functionen verursacht, dass ein Parasit, trotz der Darbietung der zureichenden Nahrung in einer Nährlösung nicht wächst oder dass die Producte der Chlorophyllfunction nicht so leicht durch künstliche Zufuhr von organischer Nahrung ersetzt werden können (§ 64). Ferner wachsen die Nitrobacterien desshalb nicht mit organischer Nahrung, weil sie auf Verathmung von Ammoniak oder Nitrit angewiesen sind (§ 63). Andere Organismen können möglicher Weise die physiologische Verbrennung einer bestimmten Kohlenstoffverbindung nicht entbehren, die sie aus der ausserdem nutzbaren organischen Nahrung nicht zu bilden vermögen.

Thatsächlich müssen zwei organische Körper bei denjenigen Organismen zusammengreifen, die neben Pepton noch ein Kohlenhydrat bedürfen. Das ist vielleicht bei den höheren Pflanzen die Regel und nach Beyerinck[1]) für Photobacterium phosphorescens und Pflügeri nothwendig, während Photobacterium luminosum und indicum auch mit Pepton allein fertig werden. Gleiche Fähigkeit besitzen ferner Penicillium glaucum und viele andere Pilze, deren Wachsthum aber durch die Zugabe von Kohlenhydraten ganz erheblich gefördert wird. Uebrigens werden von dem einmal in Gang gesetzten und thätigen Organismus auch entbehrliche Körper in den Stoffwechsel gerissen. Bekannt ist dieses u. a. für die entbehrlichen Aschenbestandtheile, und wie die Oxalsäure[2]) dürften wohl mehrfach solche organische Verbindungen der Verbrennung und Verarbeitung anheimfallen, die für sich keine geeignete Nahrung sind.

Für alle diese und andere Studien über Nährwerth und Umsatz bieten die cultivirbaren Pilze den eminenten Vortheil, dass man ihnen beliebige organische Verbindungen zur Aufnahme darbieten kann. Dabei dürften gerade die mit speciellen Bedürfnissen ausgestatteten Organismen, wie die Nitrobacterien, die Schwefelbacterien u. s. w. sehr geeignet sein, um zu einer Einsicht in den Vorgang und in die Bedeutung von vitalen Partialfunctionen zu verhelfen. Denn ein organischer Nährstoff, der allem zu genügen hat, kann nicht allein der Athmung oder einer anderen Function dienstbar sein. Wohl aber ist es wahrscheinlich, dass die letzten und entscheidenden Acte des Stoffwechsels in demselben Organismus identisch verlaufen, auch wenn ihm verschiedene organische

---

1) Beyerinck, Sur l'aliment photogène 1891, p. 8, 18. (Separat. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 24.) Bei anaeroben Leben ist Pepton allein zumeist keine ausreichende Nahrung, doch macht nach Beyerinck Bacillus putrifaciens coli eine Ausnahme.

2) Vgl. Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 533; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 28, p. 242.

Nahrung geboten ist. Denn die Eigenschaften, sowie der wesentliche materielle Aufbau fallen immer gleich aus und ein bestimmter Pilz erzeugt die gleichen plasmatischen Proteinstoffe, gleichviel ob er dieselben in den successiven Operationen aus Zucker, Chinasäure, Asparagin oder einer anderen Kohlenstoffverbindung herzustellen hat. Stehen aber gleichzeitig einige organische Körper zur Verfügung, so mag dann sehr wohl der eine Stoff wesentlich in der Athmung, der andere wesentlich zur Synthese von Eiweisskörpern Verwendung finden, ohne dass wir desshalb eine solche Verbindung, die auch allen anderen Ansprüchen zu genügen vermag, als einen specifischen Stoff für Verbrennung, Eiweisssynthese, Wachsthum u. s. w. ansprechen dürfen (§ 78)[1]).

Wie allgemein sind auch hinsichtlich der Ernährung, in Anpassung an die specifische Lebensweise, die Fähigkeiten und Eigenheiten in sehr verschiedener Weise ausgebildet. Hiervon wird uns u. a. dadurch Kunde, dass trotz der realen Aufnahme (von den Eigenheiten zur Erreichung und Aufnahme der Stoffe sehen wir hier ab), eine schlecht oder gar nicht ernährende Kohlenstoffverbindung für einen anderen Organismus eine gute, ja vielleicht die beste organische Nahrung abgiebt, und umgekehrt, dass demgemäss bei einer Anordnung nach ihrem Nährwerth dieselben Körper, je nach der Pflanze in einer anderen Reihenfolge erscheinen. Ferner vermag ein bestimmter Organismus mit sehr vielen, der andere nur mit einer geringen Zahl von organischen Körpern zu gedeihen. Jedoch ist desshalb das Register der organischen Nährstoffe nicht unbedingt besonders gross für diejenige Pflanze, welche befähigt ist, ihr Bedürfniss mit sehr einfachen Kohlenstoffverbindungen zu decken[2]). Freilich ist z. B. Penicillium glaucum, das auch mit Ameisensäure oder mit Harnstoff[3]) mässig fortkommt, entsprechend seiner Verbreitung auf den mannigfachsten Substraten, in hohem Grade omnivor. Das trifft aber z. B. nicht zu bei Bacillus methylicus, der sich gut mit Ameisensäure, auch mit Methylalkohol[4]) ernährt, ebenso nicht für Mycoderma aceti[5]), die gerade mit Essigsäure und Alkohol (die zumeist eine schlechte und unzureichende Nahrung sind) am besten gedeiht. Weiter ist es noch nicht gelungen, die Nitrobacterien durch Zufuhr organischer Körper zu cultiviren, obgleich sie die Kohlensäure chemosynthetisch assimiliren (§ 63) und vermuthlich vermögen die chlorophyllführenden Pflanzen nur mit einer begrenzten Zahl von Kohlenstoffverbindungen Aufbau und Betrieb zu vollziehen.

Die Eigenschaften des Organismus sind aber bekanntlich keine invariablen Constanten und schon in § 64 und 65 ist darauf hingewiesen, dass die ernährungsphysiologischen Befähigungen mit der fortschreitenden Entwickelung eine Verschiebuug erfahren können. Analoges kommt u. a. darin zum Ausdruck, dass die Sporen von Aspergillus niger auf Glycerin, Essigsäure, Alkohol nur langsam keimen[6]), während diese Stoffe fernerhin für den Pilz eine

1) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 236.
2) Vgl. über dieses und folgendes auch Pfeffer, l. c., p. 254 etc.
3) Diakonow, Bericht d. Bot. Ges. 1887, p. 385; Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 326; Thiele, Die Temperaturgrenzen d. Schimmelpilze 1896, p. 10.
4) Loew, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 12, p. 462. — Gleiches gilt für den die Ameisensäure vergährenden Spaltpilz.
5) Beyerinck, Centralbl. f. Bact. 1891, p. 291.
6) Duclaux, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 112. — Aehnliches kommt

ziemlich gute Nahrung abgeben. Voraussichtlich ist für manche Pflanzen in den ersten Entwickelungsphasen die Zufuhr von Proteinstoffen (incl. Pepton) wichtig oder nothwendig.

Weitere Beispiele ergeben sich aus dem Vorhergehenden und aus dem Folgenden. Erwähnt mag an dieser Stelle noch werden, dass nach Beyerinck[1], Bacillus perlibratus mit Weinsäure gar nicht, dagegen gut mit Essigsäure gedeiht, die für verschiedene gewöhnliche Schimmelpilze gerade die schlechtere Nahrung zu sein pflegt. Für diese und für manche Bacterien ist vielfach die Rechts-Weinsäure ein sehr viel besserer Nährstoff, als die Links-Weinsäure, die aber von einer bestimmten Bacterienart bevorzugt wird, während wieder andere Bacterien und Pilze mit den beiden stereoisomeren Verbindungen gleich gut gedeihen[2]. Analoge Verhältnisse kommen auch bei den Gährorganismen vor, von welchen viele ohne Zuckerarten nicht fortkommen, während andere in erster Linie auf Weinsäure, Ameisensäure und andere Stoffe angewiesen sind. (Kap. IX).

Nach allen diesen und anderen Erfahrungen ist also der Nährwerth nicht aus der chemischen Structur und aus der chemischen Verwandtschaft eines Körpers vorauszusagen. Das geht ohne weiteres auch daraus hervor, dass gute und schlechte Nährstoffe sowohl unter den Benzol-, als den Methanderivaten vorkommen, dass z. B. gewisse Pilze mit der Chinasäure so gut wie mit Zucker gedeihen, während der Nährwerth von zwei stereoisomeren Körpern ganz und gar verschieden sein kann, wie das für die Weinsäuren, für Fumar- und Maleinsäure[3]) zutrifft. Damit ist wohl vereinbar, dass unter gewissen chemischen Gruppen, wie unter den Kohlenhydraten und Proteinstoffen gute Nährstoffe besonders reichlich vertreten sind. Indess ist selbst die Mischung von Zucker und Pepton, mit welcher viele Pilze am besten fortkommen, für manche Organismen keine zureichende Nahrung.

Der Nährwerth und ebenso andere physiologische Effecte hängen ganz wesentlich von Eigenschaften ab, welche in der Structurformel und den zur chemischen Classification benutzten Qualitäten nicht zum Ausdruck kommen. Natürlich fallen, wie es bei einer Wechselwirkung gar nicht anders sein kann, die Eigenschaften des dargebotenen Körpers ebenso in das Gewicht, wie die Qualitäten der Organismen, deren mannigfache specifische Eigenthümlichkeiten, soweit es die Ernährung betrifft, ja gerade durch die Culturversuche zu unserer Kenntniss gelangen. Verräth der Endeffect auch nichts von dem wohl meist sehr verwickelten Zusammengreifen der verschiedenen mitbetheiligten Factoren, so darf man doch ganz allgemein in den wechselseitigen chemischen Affinitäten den Grund dafür suchen, dass der eine Körper von dem Organismus zertrümmert und ausgenutzt, der andere intact gelassen wird. Wie aber eine Nuss bei richtiger Angriffsweise leicht durch eine Kraft gesprengt wird, die bei anderer Angriffsweise den Zusammenhalt nicht vernichtet, so mag

---

übrigens öfters bei Pilzen vor. Vgl. z. B. auch Bourquelot und Graziani, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 326.

1) Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1893, Bd. 14, p. 834.

2) Pfeffer, l. c., p. 220.

3) Wehmer, Beiträge zur Kenntniss einheim. Pilze 1895, II, p. 98. Vgl. ferner Pfeffer, l. c., p. 228.

man sich bildlich vorstellen, dass es nur dann zur Zertrümmerung eines Körpers in dem Protoplasten kommt, wenn die aus den beiderseitigen Qualitäten entspringenden Wechselwirkungen zur genügenden Lockerung der molecularen Verkettung ausreichen. Uebrigens haben auch die Untersuchungen E. Fischer's[1]) ergeben, dass schon bei der so einfachen hydrolytischen Spaltung durch Enzyme die optischen Antipoden derselben Zuckerart sich oft viel verschiedener verhalten, als zwei Zuckerarten von verschiedener chemischer Structur. Der Physiologe aber wird bestrebt sein müssen, an der Hand der Thatsachen und unter Ausnutzung der chemischen und physikalischen Kenntnisse in das Getriebe des Organismus vorzudringen. Je besser die chemischen und physikalischen Eigenschaften der dem Organismus dargebotenen Körper bekannt sind, um so mehr wird bei der Ausdehnung der Erfahrungen gewissermaassen eine Reihe von Gleichungen gewonnen, die zur Erkenntniss der einzelnen Unbekannten in dem lebendigen Getriebe nutzbar werden können[2]).

Nährwerth und Constitution. Nachdem Pasteur[3]) Pilze in Lösungen bekannter Zusammensetzung gezogen hatte, wurden solche Versuche öfters ausgeführt und besonders von Nägeli[4]), sowie von Reinke[5]) zur Prüfung des Nährwerthes zahlreicher Kohlenstoffverbindungen verwandt. Ausserdem wurde vielfach das Nahrungsbedürfniss eines einzelnen Organismus zielbewusst oder beiläufig mehr oder weniger weitgehend ermittelt. Eine Aufzählung dieser Resultate gehört nicht hierher. Ausser den schon citirten und noch zu citirenden Studien sind in der Anmerkung[6]) einige Arbeiten genannt, die sich hauptsächlich auf Pilze beziehen, während viele Erfahrungen über einzelne Bacterien bei Flügge[7]) zu finden sind.

Die vielen specifischen Eigenheiten, die mit der Ausdehnung der Erfahrungen mehr und mehr hervortreten, haben bereits zur Genüge gezeigt, dass das Nahrungsbedürfniss von einigen gemeinen Schimmelpilzen (Penicillium, Aspergillus), welches Nägeli besonders berücksichtigte, durchaus nicht für alle Pilze und Bacterien giltig ist. Es gilt dies ebenso hinsichtlich der nutzbaren Stickstoffnahrung (p. 70), die hier als gegeben vorausgesetzt wird, während wir die Kohlenstoffnahrung berücksichtigen, die natürlich auch durch Verarbeitung einer stickstoffhaltigen Kohlenstoffverbindung gewonnen werden kann.

Wie schon gesagt, giebt es nach den vorliegenden Erfahrungen unter den

---

1) E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1894, p. 2992, 3228 u. s. w.

2) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 243 ff.

3) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. 1860, III. sér., Bd. 58, p. 323 und 1862, III. sér., Bd. 64, p. 106.

4) Nägeli, Bot. Mitthlg. Bd. III, Ueber die Fettbildung niederer Pilze 1879; Ernährung d. niederen Pilze 1879. Unters. über d. niederen Pilze 1882.

5) Reinke, Unters. a. d. Bot. Laborator. zu Göttingen 1883, III, p. 11. — Hier findet sich eine Zusammenstellung d. bis 1883 bekannten Thatsachen.

6) Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890. R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 300 (Ernährung mit Oel); Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 233; Linossier, Centralbl. f. Bact. 1892, Bd. 12, p. 162; Beyerinck, ebenda 1892, XI, p. 70 u. 1894, Bd. 16, p. 57; Bruhne, in Zopf's Beiträgen z. Physiol. u. Morphol. 1894, Heft 4, p. 1; Raciborski, Flora 1896, Bd. 82, p. 118; Thiele, Die Temperaturgrenzen d. Schimmelpilze 1896. — Eine übersichtliche Zusammenstellung wäre übrigens sehr erwünscht — (Laborde, Annal. d. l'Institut Pasteur 1897, Bd. 11, p. 1).

7) Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl.

Kohlenstoffverbindungen von verschiedenster Eigenschaft und Constitution sowohl ernährende, wie nicht ernährende Stoffe. So giebt es Nährstoffe unter den verschiedenen ein- und mehrwerthigen Säuren (z. B. Essigsäure, Citronensäure, Benzoesäure, Gallussäure), ebenso unter den Alkoholen (Aethylalkohol, Glycerin, Resorcin). Gleiches gilt für Ester (Fette, Aethylacetat), Aldehyde und Aldehydalkohole (Glycose, Galactose), Ketone und Ketonsäuren (Fructose, Aceton, Brenztraubensäure), ferner für verschiedene Stickstoffverbindungen, z. B. für Amide (Aethylamin), Ammoniumbasen (Tetraaethylammoniumhydroxyd), Amidosäuren und Säureamide (Glykokoll, Acetamid), Ureide (Allantoin, Parabansäure), Nitrile (Benzonitril, Methylcyanid) u. s. w.

Es sind also Körper mit den verschiedensten Kohlenstoffbindungen assimilirbar und die Annahme Nägeli's (l. c. p. 401), dass der Kohlenstoff in der directen Verkettung mit O nicht assimilirbar sei, dass ferner die CH-Gruppe nur nähre, wenn zwei oder mehr C-Atome zusammenhängen, hat sich nicht bewahrheitet. Denn einzelne Pflanzen gedeihen mit Ameisensäure und Methylalkohol, die nur ein C-Atom im Molecül enthalten. Ferner ist nach Reinke die CO-Gruppe in der Parabansäure eine gute Nahrung und gewisse niedere Organismen vermögen den Kohlenstoff der Oxalsäure, des Harnstoffs, ja sogar der Kohlensäure auf chemosynthetischem Wege zu assimiliren. Die Organismen verstehen eben, je nach ihren Eigenschaften, die mannigfachsten Atomverkettungen im Dienste des Stoffwechsels zu zerreissen. Auch geht aus dem Mitgetheilten und schon aus dem gleichen Nährwerth gewisser Methan- und Benzolderivate hervor, dass, nach dem Gesammteffect beurtheilt, die Assimilationsfähigkeit nicht durch die Uebereinstimmung oder Aehnlichkeit zwischen den Atomgruppen des gebotenen Stoffes und des producirten Stoffwechselproductes bedingt ist. Ebenso ist nicht schlechthin die Verbrennungswärme maassgebend, obgleich in jedem Falle die nöthige Betriebsenergie durch den Umsatz gewonnen werden muss.

Da in der Natur durch die lebenden und absterbenden Pflanzen und Thiere zunächst complicirtere Kohlenstoffverbindungen geboten werden, ist es als eine zweckentsprechende Anpassung verständlich, dass gerade diese complexeren Kohlenstoffverbindungen des vitalen Stoffwechsels vielen heterotrophen Organismen eine gute Nahrung gewähren, auf welche sogar viele Pflanzen unbedingt angewiesen sind. Andererseits giebt es vielleicht kein natürliches organisches Stoffwechsel- und Zerfallsproduct, mit welchem nicht irgend ein niederer Organismus sich gut oder schlecht zu ernähren versteht. Dass dem nothwendig so sein muss, kann freilich mit Rücksicht auf den Kreislauf (§ 51, nicht gefordert werden, da thatsächlich die lebensthätigen Organismen vielfach Körper (auch einfachst zusammengesetzte wie Oxalsäure u. s. w.) verarbeiten und zerstören, die bei alleiniger Darbietung keine zureichende Nahrung sind.

Giebt es auch keine generelle Scala, so mag doch an dieser Stelle in Anschluss an Nägeli[1]) mitgetheilt werden, wie eine Anzahl von Kohlenstoffverbindungen ungefähr nach ihrem Nährwerth für einige gewöhnliche Schimmelpilze (Penicillium glaucum, Aspergillus niger) aufeinander folgen, wenn dieselben als einzige organische Nahrung vorhanden sind und wenn Ammoniumnitrat als Stickstoffquelle geboten ist. Die Reihenfolge ist etwa dann: Trauben- und Rohrzucker, Pepton (Eiweiss), Chinasäure, Weinsäure, Citronensäure, Asparagin, Essigsäure, Milchsäure, Aethylalkohol, Benzoesäure, Propylamin, Methylamin, Phenol, Ameisen-

1) Nägeli, l. c., p. 404. — Dabei sind, den neueren Erfahrungen entsprechend, einige Verstellungen vorgenommen.

säure. Dazu sei bemerkt, dass bei diesen, wie bei ziemlich vielen Pilzen, die Vereinigung von Zucker und Pepton die schnellste Entwickelung hervorruft. Auch darf nicht vergessen werden, dass hier nur das in jedem Falle zunächst zu ermittelnde Gesammtresultat beachtet ist.

Aeussere Einflüsse. Eine jede Reihenfolge kann immer nur für eine bestimmte Culturbedingung gelten, denn mit einer Veränderung dieser kann der relative Nährwerth zweier Körper wesentlich verschoben werden. So liegt nach Thiele[1]) die obere Temperaturgrenze für die Entwickelung von Penicillium glaucum auf Traubenzuckerlösung bei 31 C, auf Glycerin bei 36 C, auf ameisensauren Salzen bei 35 C. In den Versuchen bei 33 C erscheint demnach die schlecht ernährende Ameisensäure als ein dem Zucker überlegener Nährstoff. Aus der Arbeit von Thiele ist ferner zu ersehen, dass auch durch hohe Concentration der Nährlösung gewisse Verschiebungen erreicht werden und dass sich in dieser Beziehung Aspergillus niger zum Theil gerade entgegengesetzt wie Penicillium verhält.

Bei der vielseitigen Abhängigkeit von den obwaltenden Bedingungen kann die Entwickelung trotz der Darbietung der besten Kohlenstoffquelle unterbleiben und es ist desshalb nicht immer leicht zu bestimmen, ob ein bestimmter Körper einem Organismus unter keinen Umständen als organische Nahrung dient. Ich erinnere daran, dass das Wachsthum bei Mangel der geeigneten Stickstoffquelle unterbleibt, dass die Gegenwart des Sauerstoffs einen obligaten Anaeroben zum Stillstand verdammt. Weiter vertragen viele Pilze einen sauren, theilweise sogar einen stark sauren Nährboden, welcher die meisten Bacterien nicht aufkommen lässt, da diese zumeist auf eine neutrale oder schwach alkalische Reaction angewiesen sind[2]). Ferner wirkt eine zu hohe Concentration hemmend[3]), während Gifte wegen ihrer schädigenden Wirkung nicht in solcher Menge geboten werden können, wie es zu einer zureichenden Versorgung mit Nahrung nothwendig ist. Es ist desshalb nicht ohne weiteres zu sagen, ob Carbolsäure, Chinin, Morphium u. s. w., in deren verdünnten Lösungen allmählich gewisse Pilze erscheinen, ohne die Giftwirkung eine bessere organische Nahrung abgeben würden. Auch durch die eigenen Producte, durch die Modification des Nährmediums u. s. w. wird die Fortentwickelung häufig beeinträchtigt. Allen diesen und anderen Verhältnissen ist schon Rechnung zu tragen, wenn, wie wir hier voraussetzen, Reinculturen vorliegen, wenn also die Concurrenz und die daraus entspringenden gegenseitigen und einseitigen Beeinflussungen nicht mitspielen (vgl. § 92).

Anscheinend geringfügige Umstände haben in der That nicht selten einen erheblichen Einfluss auf Gedeihen und Wachsen. Dieses wird sogar in mancher Pflanze erst durch specifische chemische Reize in Scene gesetzt (§ 64). Ferner wird, wie schon Raulin[4]) fand, durch eine kleine Zugabe von Zink oder Mangan das Erntegewicht der Pilze gesteigert und nach den Beobachtungen von Richards[5]) wird derselbe Effect durch alle wirklichen Gifte erzielt, die

---

1) Thiele, Die Temperaturgrenzen d. Schimmelpilze 1896, p. 10, 36.

2) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 31. Beispiele für die Säuregrenzen in § 85, 86.

3) Näheres über einige Concentrationsgrenzen bei Eschenhagen, Ueber d. Einfluss v. Lösungen verschiedener Concentrat. auf Schimmelpilze 1891. Vgl. auch Thiele l. c. Ferner § 73 u. Bd. II dieses Werkes.

4) Raulin, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 11, p. 252; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895. Bd. 28, p. 238.

5) Richard's Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 665.

natürlich bei Vermehrung der Dosis eine Hemmung der Entwickelung herbeiführen. Vermuthlich handelt es sich in dieser beschleunigenden Reizwirkung um eine der mannigfachen Reactionen, die darauf abzielen, durch intensivere Thätigkeit einem benachtheiligten Einfluss thunlichst entgegenzuarbeiten oder Schädigungen auszugleichen [1]).

Oekonomischer Coefficient. Beurtheilt man, wie es zunächst liegt, den relativen Nährwerth der Kohlenstoffverbindungen nach der Schnelligkeit der Entwickelung, so ist damit nichts über den ökonomischen Coefficienten, d. h. darüber ausgesagt, wieviel getrocknete Pilzernte für den Consum von 100 Theilen des Nährstoffes verbraucht wurde [2]). Dieser ökonomische Coefficient ist ebenso wie der Athmungsquotient veränderlich, denn mit dem Auswachsen tritt z. B. die Massenzunahme zurück und nach der Erhöhung der Temperatur über das Wachsthumsoptimum wird in der stark gesteigerten Athmung ein relativ ansehnlicherer Theil des Nährmaterials verbraucht (§ 95). Im allgemeinen scheint dieser summarische ökonomische Coefficient unter sonst gleichen Bedingungen für eine schlechter ernährende Kohlenstoffverbindung (also für langsameres Wachsen) geringer auszufallen, als für einen gut ernährenden Körper. Wenn aber bei gleichzeitiger Darbietung zweier organischer Körper der eine wesentlich zur Befriedigung der Athmungsthätigkeit dient, so wird das für den anderen Nährstoff eine Steigerung des ökonomischen Coefficienten zur Folge haben. Uebrigens ist der Nähr- und Nutzungswerth eines Körpers nicht von dem durch die Verbrennungswärme bemessenen Energieinhalt abhängig und schon dieserhalb können sich die verschiedenen Kohlenstoffverbindungen unmöglich nach Maassgabe ihres Inhalts an potentieller Energie physiologisch vertreten.

Methodisches. Bei den Studien über den Nährwerth eines Körpers muss natürlich mit Nährmischungen bekannter Zusammensetzung operirt werden, die, wie auch die gesammten Culturbedingungen den specifischen Ansprüchen und den jeweiligen Zielen anzupassen sind. Ein näheres Eingehen ist indess hier unmöglich und kann um so mehr unterbleiben, als über die Methodik gute Zusammenfassungen [3]) zur Verfügung stehen, in welchen auch die Mittel zur Gewinnung von Reinculturen angegeben sind. Für unsere speciellen Zwecke werden die Culturen im allgemeinen am bequemsten auf und in sterilisirten Lösungen (20—200 ccm) vorgenommen, welche den Boden von nicht zu kleinen Kochflaschen bedecken, die zur Erhaltung der Sterilität mit einem Wattepfropf geschlossen sind. Mit Rücksicht auf die schon erwähnten Eigenschaften muss für die meisten Spaltpilze die Flüssigkeit neutral oder schwach alkalisch gemacht und nöthigenfalls durch wiederholte Zugabe von Natriumcarbonat oder unter Umständen durch einen Ueberschuss von Calciumcarbonat in dieser Verfassung erhalten werden, während bei Pilzen vortheilhaft mit Phosphorsäure schwach angesäuert wird.

Auf das Verhältniss der nöthigen Aschenbestandtheile kommt es nicht zu sehr an. Sofern nicht organische Stickstoffverbindungen nothwendig sind, erhält man eine brauchbare Culturflüssigkeit, indem man, neben 0,5—2 Proc.

---

1) Pfeffer, l. c., p. 238. Vgl. ferner § 92 und über Beschleunigung der Athmung § 104.

2) Näheres bei Pfeffer, l. c., p. 257. Ferner Kunstmann, Ueber das Verhältniss zwischen Pilzernte u. verbrauchter Nahrung 1895.

3) Hueppe, Die Methoden d. Bacterienforschung 1891, V. Aufl. u. a. — Ueber anaerobe Organismen vgl. auch § 98.

von einem der § 73 erwähnten Salzgemische, 2—15 Proc. Traubenzucker, Rohrzucker oder einen anderen organischen Nährstoff auflöst. Vortheilhafter ist es aber zur Darbietung der anorganischen Salze z. B. in 200 ccm Wasser zu lösen: 1 g $NH_4 NO_3$, 0,5 g $KH_2 PO_4$, 0,25 g $Mg SO_4$. Unter Umständen ist es besser, die halbe oder doppelte Concentration dieser Lösung anzuwenden, der man eine Spur, für vergleichende Versuche aber immer dieselbe Menge, von Eisenchlorid zufügt. Auch ist eine Zugabe von 0,2 g $Ca Cl_2$ zu obiger Salzlösung zwar nicht nothwendig, aber immerhin zu empfehlen. Zur Darbietung des Stickstoffs in organischer Verbindung hat an Stelle des Ammoniumnitrates z. B. 1 g Asparagin oder 1—3 g Pepton zu treten.

Von den verschiedenen Salzlösungen, die u. a. Nägeli (l. c.) verwandte, mögen hier noch erwähnt werden: I. 100 g $H_2 O$, 1 g weinsaures Ammon, 0,1 g $K_2 H PO_4$, 0,02 $Mg SO_4$, 0,01 g $Ca Cl_2$; — II. 100 g H_2O, 1 g Pepton, 0,2 g $K_2 H PO_4$, 0,04 g $Mg SO_4$, 0,02 g $Ca Cl_2$ [1]). Auch kann man an Stelle dieser Salze etwa 0,4 g Asche von Erbsen- oder Weizenkörnern anwenden, die man mit Salpetersäure neutralisirt und mit einem Zusatz eines Ammoniumsalzes versieht.

Die zuerst von Pasteur[2]) angewandte Nährflüssigkeit bestand aus 100 g Wasser, 10 g Rohrzucker, 0,1 g weinsaurem Ammonium und der Asche von 1 g Hefe. Im Anschluss hieran erklärt es sich, dass fernerhin den Culturflüssigkeiten vielfach weinsaures Ammonium beigegeben wurde.

Die genannten Nährflüssigkeiten sind auch zur Cultur von Bacterien geeignet. Für die sehr peptonbedürftigen Arten hat sich als eine gute Culturflüssigkeit eine Lösung erwiesen, welche in 100 ccm enthält: 3 g Pepton, 2 g Traubenzucker oder Rohrzucker und 0,1 g Fleischextract.

Bei einem Gehalt von 5—15 Proc. ist Traubenzucker zumeist in optimaler Concentration geboten, doch wird das Wachsthum vieler Pilze gewöhnlich erst bei einer Steigerung auf 50—60 Proc. unterdrückt[3]). Bei ungiftigen Stoffen wird der gleiche Effect durch eine isosmotische Concentration (§ 24) hervorgerufen. Bei solchen Stoffen ist also eine optimale Concentration zumeist dann geboten, wenn eine mit 5—15 Proc. Traubenzucker isosmotische Lösung angewandt wird.

Ueber die Cultur auf Gelatine, Agar, Kieselgallerte und anderen festen Nährböden, die besonders für Isolation, Gewinnung und Erhaltung von Bacterien u. s. w. von besonderer Wichtigkeit ist, geben die citirten Schriften die nöthige Auskunft[4]). Da die in einer nicht ernährenden Gelatine u. s. w. vertheilten Keime von Bacterien sich nicht vermehren, so wird bei Aufsetzen eines Tropfens einer Nährlösung, sofern diese alles fehlende darbietet, in dem Diffusionsfelde eine localisirte Entwickelung von Colonieen eintreten. Auf diese auxanographische Weise lässt sich also, nach dem Vorgehen Beyerinck's[5]), in sehr anschaulicher Weise der positive oder negative Nährwerth eines

1 Verschiedene Angaben über die Zusammensetzung von Lösungen bei Nägeli, l. c.; Hueppe, l. c., p. 238; Zopf, Die Pilze 1890, p. 172; Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 272; Pfeffer, l. c. etc.

2 Pasteur, Annal. d. chim. et d. physique. 1860, III. sér., Bd. 58, p. 383; 1862, Bd. 64, p. 106.

3 Eschenhagen, Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf Schimmelpilze 1889, p. 55; Bruhne, in Zopf's Beiträgen zur Physiol. und Morphol. 1894, Heft 4, p. 15; Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 465.

4 Ueber Kieselgallerte vgl. auch § 63.

5 Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 201.

organischen oder anorganischen Körpers demonstriren. Auch kann man auf derselben Gussplatte gleichzeitig das Verhalten verschiedener Stoffe und da, wo die Diffusionszonen zusammentreffen, den Erfolg des Zusammenwirkens studiren.

§ 67. Election der organischen Nährstoffe.

Mit der Frage: »was thut die Pflanze, wenn ihr gleichzeitig zwei oder einige Verbindungen des Kohlenstoffes, Stickstoffes oder eines anderen Elementes zur Verfügung stehen«, richtet sich unser Augenmerk auf einen speciellen Fall des Wahlvermögens, mit dem eine jede Pflanze in specifischer Weise ausgestattet ist (§ 22). Bei der gewaltigen Zahl organischer Körper können dem Organismus aber gerade chemisch und physiologisch ungleichwerthige Verbindungen des Kohlenstoffes in sehr mannigfacher Combination geboten werden.

Speciell dann, wenn ein Zusammenwirken der dargebotenen Kohlenstoffverbindungen nicht nothwenig oder förderlich ist, ereignet es sich nach meinen Studien[1]) nicht selten, dass der Pilz mit Vorliebe den besseren Nährstoff in Beschlag nimmt und bei überwiegender Menge des letzteren zuweilen sogar die minder gut ernährende Kohlenstoffverbindung intact lässt. So beträgt sich Aspergillus niger, wenn die Culturflüssigkeit neben 1 Proc. Glycerin im Mittel 6 Proc. Dextrose enthält, während die reichlichste Darbietung von Glycerin selbst Spuren von Dextrose nicht vor der Verarbeitung schützt.

In analoger Weise wird Glycerin durch Pepton, ferner Milchsäure durch Dextrose partiell oder total geschützt. Anders verhält es sich aber mit Essigsäure, die bei alleiniger Darbietung, ebenso wie Glycerin, für Aspergillus ein minder guter Nährstoff ist (§ 66). Denn selbst wenn neben viel Dextrose nur wenig Essigsäure vorhanden ist, wird diese energisch und in procentisch höherem Grade consumirt. Doch spricht sich die Minderwerthigkeit als Nahrung darin aus, dass selbst bei reichlichster Versorgung mit Essigsäure Dextrose in Menge consumirt und total aufgezehrt wird.

In der Vereinigung von zwei stereoisomeren Körpern ist in physiologischer Hinsicht wiederum eine Combination von zwei Körpern geboten, denen zum Theil ein sehr ungleicher Nährwerth zukommt. Dementsprechend wird in der von Pasteur[2]) entdeckten Spaltung der Traubensäure durch Penicillium glaucum und Aspergillus niger u. s. w. zunächst überwiegend die ungleich besser ernährende Rechts-Weinsäure verzehrt. Umgekehrt wird diese in geringerem Grade von einer Bacterienart angegriffen, das mit Links-Weinsäure besser fortkommt, während die Traubensäure nicht durch solche Organismen (Aspergillus fumigatus, Bacillus subtilis u. s. w.) gespalten wird, für welche die beiden optischen Antipoden eine gleichwerthige Nahrung sind. (Erfahrungen über andere stereoisomere Körper vgl. Pfeffer l. c.)

1) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 206. — In dieser Arbeit, auf welche sich die hier gebotene Skizze stützt, wolle man Weiteres und die einschlagende Liter. nachsehen. Ebenda ist die gegenseitige Deckung von Stickstoff und Stickstoffverbindungen berücksichtigt, über die auch § 70 zu vergleichen ist.

2) Pasteur, Compt. rend. 1858, Bd. 46, p. 617 u 1860, Bd. 51, p. 298.

Nach allem, was über die Verkettung des überaus verwickelten lebendigen Getriebes bekannt ist, nach dem was ferner in Bezug auf die in Frage kommenden Verhältnisse bereits in § 66 gesagt wurde, entspricht es durchaus den Erwartungen, dass der resultirende Endeffect je nach der Natur des Organismus und der dargebotenen Stoffmischung verschiedenartig ausfällt. Natürlich ist eine causale Einsicht nur bei Aufhellung der maassgebenden Factoren erreichbar, doch ist es wohl möglich, dass auch in dem Verhalten einer Mischung von Dextrose und Essigsäure die Election nach Maassgabe der leichtesten Befriedigung des Bedürfnisses gelenkt wird. Denn das wäre der Fall, wenn unter diesen Umständen der Athmung oder irgend einer Partialfunction am besten durch Verarbeitung der Essigsäure Genüge geleistet würde (§ 66). Indess mag die energische Verbrennung der Oxalsäure durch gewisse Pilze, eine Oxydation, die für den Betrieb des Wachsens anscheinend ohne Belang ist, daran erinnern, dass der elective Consum eines Stoffes auch nach anderen Principien geregelt, auf andere Ziele und Zwecke berechnet sein kann.

In diesem, wie in allem regulatorischen Getriebe ist wohl zu beachten, dass die obwaltenden Verhältnisse und so speciell die dargebotenen Stoffe auf den Organismus nicht allein, wie auf eine todte Masse, rein mechanisch und chemisch, sondern auch nach ihrer Qualität und Menge auslösend und umstimmend wirken. Klar tritt das darin hervor, dass in manchen Pilzen durch eine genügende Menge von Zucker die Production von Diastase, also eine auf die Nutzbarmachung von Stärke berechnete potentielle Fähigkeit unterdrückt wird. Ohne Frage sorgen aber solche Reizwirkungen und Umstimmungen in mannigfachster Weise auch dafür, dass ein stets in den Protoplasten eindringender Nährstoff (wie Glycerin, beide Weinsäuren u. s. w.) unter Umständen nicht die zu seiner Verarbeitung führenden Bedingungen und Wechselwirkungen vorfindet.

Durch diese und andere Mittel wird überhaupt die regulatorische Lenkung des ganzen Stoffwechsels erreicht, auf welche wir fernerhin zu sprechen kommen (§ 93). Dabei spielen sich auch in der Wechselwirkung von Zellen und Organen Election und Deckung in mannigfachster Weise ab. Ich erinnnere nur daran, dass in Zeiten des Ueberflusses die zuvor gewonnenen und magazinirten Nährstoffe intact bleiben, die bei Nahrungsmangel mobilisirt und consumirt werden. Bei grosser Hungersnoth werden sogar eigene Stoffwechselproducte zertrümmert, die unter günstigen Umständen nie wieder in den Stoffwechsel gerissen werden. Analoge Verhältnisse walten übrigens auch bei den Pilzen, auf die wir bei Behandlung dieser Regulationen öfters zurückkommen werden. Denn die Pilze sind gerade für die Erforschung vieler der einschlägigen fundamentalen Fragen von unschätzbarem Werthe, weil mit dem beliebigen Wechsel der Nährstoffe und Nährstoffmengen die Versuchsbedingungen leicht in gewünschter Weise modificirt werden können und weil der Consum und der Erfolg besser controlirbar sind.

Abschnitt IV.

Die Assimilation des Stickstoffs.

§ 68. Allgemeine Uebersicht.

Für einen jeden Organismus ist eine geeignete Stickstoffnahrung unentbehrlich, da in dem Aufbau des Protoplasten Proteinstoffe wesentlich betheiligt sind und da ausserdem mancherlei organische Stickstoffverbindungen zu den normalen Bestandtheilen der Pflanze gehören. Der Stickstoff ist also ebenso wie der Kohlenstoff ein unentbehrliches Element. Wenn letzterer in der Pflanzensubstanz an Masse überwiegt, so hat doch die Pflanze im allgemeinen eine grössere Menge von Stickstoff nöthig, als von einem derjenigen Elementarstoffe, welche beim Verbrennen in der Asche zurückbleiben. In den stickstoffreichsten Samen der Leguminosen macht der Stickstoff etwa 4—9 Proc., in den Samen der Getreidearten im Mittel 2—3 Proc. der Trockensubstanz aus. Diese enthält bei Knollen, Gemüsen, Blättern etwa 1,5—6 Proc. Stickstoff, von dem also in der turgescenten Pflanze ungefähr 0,3—1,2 Proc. enthalten sind[1].

Abgesehen von den wenigen Pflanzen, die den freien (molecularen) Stickstoff assimiliren, gehört die Zufuhr einer geeigneten Stickstoffverbindung zu den unerlässlichen Existenzbedingungen, doch stellen, analog wie in Bezug auf die Kohlenstoffverbindungen, die Pflanzen specifisch verschiedene Ansprüche. Während viele und unter diesen die meisten höheren Pflanzen gut, oder sogar am besten mit anorganischen Stickstoffverbindungen, mit Salpetersäure und Ammoniak, gedeihen, fehlt es unter den Saprophyten und Parasiten, also besonders unter den Pilzen nicht an Organismen, die analog wie die Thiere (vgl. § 50) auf Eiweissstoffe (Pepton) angewiesen sind oder doch mit dieser Nahrung, resp. mit Amiden oder anderen Stickstoffverbindungen am besten fortkommen. Indessen wachsen viele Pilze gut auf einer Lösung, die als einzige Stickstoffquelle Ammoniumnitrat und ausserdem die nöthigen Aschenbestandtheile, sowie Zucker (oder Glycerin u. s. w.) gewährt. Dieses Gedeihen liefert den sicheren Beweis, dass z. B. Penicillium glaucum, Aspergillus u. a. unter diesen Ernährungsbedingungen Proteinstoffe synthetisch aufbauen und das gesammte organische Stickstoffmaterial bilden, das mit der Vergrösserung der Pilzdecke mehr und mehr zunimmt. Die gleiche Befähigung besitzt die Mehrzahl der chlorophyllführenden und somit auch der höheren Pflanzen, für welche bekannt-

1) Zahlreiche Analysen bei König, Chemische Zusammensetzung d. menschl. Nahrungs- u. Genussmittel, 1889, III. Aufl. Vgl. auch § 11 u. 79. Analysen von Pilzen u. Bacterien z. B. bei Cramer, Archiv f. Hygiene 1893, Bd. 16, p. 151; Nischimura ebenda, 1893, Bd. 18, p. 318. — Nach Fermi (Centralbl. f. Bacteriol., II. Abth. 1896, Bd. 2, p. 512) sollen freilich verschiedene Mikroorganismen, darunter Saccharomyceten u. Schimmelpilze auf stickstofffreiem Nährboden cultivirbar und frei von Stickstoff sein. Doch bedarf diese Angabe, nach welcher der Stickstoff ein für gewisse Organismen entbehrliches Element sein würde, jedenfalls der kritischen Prüfung. Ueber die mögliche Existenz von stickstofffreien Organismen vgl. § 11.

lich eine Zufuhr von Zucker nicht nothwendig ist, weil sie denselben in der eigenen Fabrik auf photosynthetischem Wege produciren. Diesen Pflanzen muss also nur eine Lösung anorganischer Salze geboten werden, die ihnen u. a. ausser dem Nitrat in Form von Sulfat und Phosphat die Elemente Schwefel und Phosphor liefert, welche am Aufbau des Molecüls verschiedener Proteinstoffe betheiligt sind.

Uebrigens giebt es zwischen den Nitrat- und Peptonorganismen alle Abstufungen und Uebergänge. Als naturgemässe Folge der besonderen Eigenheiten der Organismen kommen desshalb, analog wie bei den Kohlenstoffverbindungen (§ 66), verschiedene Reihenfolgen heraus, wenn die Stickstoffverbindungen auf Grund der Erfahrungen an verschiedenen Pflanzen nach ihren Nährwerth angeordnet werden. Steht aber einem Organismus als organische Nahrung nur Pepton oder Asparagin etc. zur Verfügung, so hat diese Stickstoffverbindung auch das gesammte Kohlenstoffbedürfniss zu decken. Dabei kann durch Zertrümmerung und Oxydation der stickstoffhaltigen Gruppe ein Theil der Betriebsenergie gewonnen werden, die bei den Nitrobacterien der Oxydation von Ammoniak oder Nitrit entstammt, also der Oxydation von Stickstoffverbindungen, welche ausserdem das Material für die Synthese von Eiweissstoffen zu liefern haben (§ 63).

Bedarf eine Pflanze Stickstoffverbindungen, so ist damit angezeigt, dass sie es nicht versteht, den freien Stickstoff nutzbar zu machen, der überall reichlich (79 Proc. in der Luft) zur Verfügung steht und so gut wie im Wasser in allen lebenden Zellen zu finden ist. Gewisse Bodenbacterien, sowie die Leguminosen in ihrem symbiotischen Zusammenwirken mit den Knöllchenbacterien vermögen aber in der That den freien Stickstoff zu assimiliren. Bei der schon heute bekannten graduellen Abstufung dieser Befähigung ist kaum zu bezweifeln, dass unter Umständen auch noch von manchen anderen Pflanzen eine gewisse Assimilation des freien Stickstoffes ausgeführt wird (§ 69).

Diese Assimilation des freien Stickstoffes ist bei den fraglichen Bacterien nicht an Beleuchtung und an den Besitz von Chlorophyllorganen gekettet. Gleiches gilt für die Assimilation von Stickstoffverbindungen und somit für die Synthese von Eiweissstoffen, wie aus der vollen Entwickelung von Pilzen im Dunklen hervorgeht.

Andererseits lehrt das Gedeihen[1]) grüner Algen in anorganischer Nährlösung, dass auch chlorophyllführende Zellen Eiweissstoffe formiren. Dieses geschieht aber auch in diesem Falle offenbar auf chemosynthetischem Wege und ohne Frage sind in den grünen Pflanzen auch chlorophyllfreie Zellen zur Synthese von Eiweissstoffen befähigt. Um diese Production zu ermöglichen, hat das Licht für die photosynthetische Schaffung von Zucker u. s. w. zu sorgen und ausserdem scheint, besonders in höheren Pflanzen, die Assimilation der Stickstoffnahrung vielfach durch Beleuchtung begünstigt zu werden (§ 72). Indess folgt daraus nicht, dass das Licht direct die Betriebsenergie für die Eiweisssynthese liefert. Zur Gewinnung dieser Energie bedarf es auch nicht immer

1) Bineau, Annal. d. chim. et de phys. 1856, III sér., Bd. 46, p. 60 u. s. w.

der Sauerstoffathmung, denn verschiedene anaerobe Bacterien verstehen es, Eiweissstoffe aus anorganischen Stickstoffverbindungen, ja sogar aus freiem Stickstoff aufzubauen (§ 69).

Wie sich die Assimilation des Stickstoffes und der Stickstoffverbindungen im näheren vollzieht, ist unbekannt (§ 71). Sicher aber ist, dass die producirten Proteinstoffe, Amide u. s. w. vielfach weiter in den Stoffwechsel gerissen und oft weitgehend zertrümmert werden, ja es ist wahrscheinlich, dass sich in der lebensthätigen Pflanze, analog wie im Thiere, fortwährend ein Eiweissumsatz vollzieht. (Näheres Kap. VIII u. IX.) Sehr augenscheinlich wird die Zertrümmerung von Proteinstoffen, Amiden u. s. w. durch Pilze vorgeführt, die bei der Ernährung mit Eiweissstoffen oft massenhaft Ammoniak u. s. w. als ein Endproduct der Verarbeitung liefern[1]). Von gewissen Bacterien wird sogar freier Stickstoff erzeugt, der sich demgemäss, zuweilen gemischt mit Stickstoffoxydul, in manchen Gährungsvorgängen reichlich entwickelt (§ 102)[2]).

Mit der Thätigkeit solcher Organismen ist demgemäss die Ausgabe von stickstoffhaltigen Stoffwechselproducten, also ein z. Th. sehr ansehnlicher Stickstoffverlust verknüpft. Dagegen wird bei anderen Pflanzen und so auch bei den Phanerogamen im allgemeinen sehr ökonomisch mit dem einmal gewonnenen Stickstoffvorrath gewirthschaftet, der selbst bei energischem Umsatz in der Pflanze annähernd conservirt wird[3]). Es wird dieses, wie übrigens auch bei Phosphor, Schwefel u. s. w. dadurch erreicht, dass die stickstoffhaltigen Stoffwechselproducte innerhalb der Pflanze immer wieder in den Umsatz gerissen werden soweit sie nicht als aplastische Körper für den dauernden Verbleib in der Pflanze bestimmt sind.

Es handelt sich hierbei um eine sehr praktische und wohlverständliche Oekonomie, mit der es in vollem Einklang steht, dass die Pflanze, wo es darauf ankommt, oder unter bestimmten Bedingungen auf Ausscheidung von Stickstoffverbindungen hinarbeitet (§ 80), dass sie ferner mit dem unvermeidlichen Abstossen von Blättern u. s. w. erhebliche Quantitäten des gewonnenen Stickstoffes opfert. Im Dienste der Pflanze functioniren u. a. die secernirten stickstoffhaltigen Enzyme, sowie Gerüche, die in einigen Fällen von Stickstoffsubstanzen herrühren.

Eine solche Exhalation ist bei Chenopodium vulvaria[4]) und bei den Blüthen von Crataegus oxyacantha u. s. w. ansehnlich genug, um durch Bildung von Dämpfen bemerklich zu werden, wenn ein mit Salzsäure befeuchteter Glasstab unter eine Glocke geführt wird, in welcher die genannten Pflanzen einige Zeit

---

1) Vgl. Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 295 u. § 102.

2) Für höhere Pflanzen ist eine Bildung von freiem N nicht bekannt. Die positiven Angaben z. B. von Bousingault (Annal. d. chim. et d. phys. 1881, V. sér., Bd. 22, p. 433) und Anderen dürften auf einem Irrthum beruhen. Vgl. auch Frank, Unters. über d. Ernährung mit Stickstoff 1888, p. 25. Separat. a. d. Landw. Jahrbuch. Von Arbeiten aus jüngerer Zeit siehe u. a. Aubert (Revue générale d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 280) u. Schloesing (Compt. rend. 1895, Bd. 120, p. 1278).

3) Belege u. a. bei Schröder, Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 493 (Schminkbohne), Karsten, ebenda 1870, Bd. 13, p. 176; Sachsse, Keimung v. Pisum 1872; Detmer, Physiol. chem. Unters. über Keimung 1875, p. 68; Schulze u. Urich, Landw. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 821 (Lupinus); Frank 1888, l. c., p. 25.

4) Chevalier, Annal. d. scienc. naturell. 1824, Bd. 1, p. 444.

verweilten. Nach Wicke[1]) dürfte der flüchtige Körper bei Chenopodium Trimethylamin sein. Bei Ernährung mit Proteinstoffen wird durch Schimmelpilze in alkalischer Lösung eine reichliche Exhalation von Ammoniak bewirkt[2]), dessen Bildung in Fäulnissprocessen allbekannt ist. Vermutlich rührte von abgestorbenen und in Fäulniss übergegangenen Theilen auch die Ammoniakausgabe her, die von einigen Forschern für keimende Samen[3]), von anderen für Hutpilze[4]) beobachtet wurde. Ferner scheint die von Löseke[5]) angegebene Blausäureausgabe durch Agaricus oreades erst mit dem Tode zu beginnen, der auch bei amygdalinhaltigen Pflanzen, ebenso bei Pangium edule[6]) einen solchen Erfolg hat.

Der Umtrieb und Umsatz ermöglicht die thunlichste Ausnutzung einer unzureichenden Stickstoffmenge. So vermag eine Pflanze trotz des Stickstoffhungers noch einige Zeit langsam fortzuwachsen und neue Blätter, Sprosse u. s. w. zu produciren, indem die jüngeren Organe den absterbenden älteren Organen einen Theil des Stickstoffs entreissen[7]). Auf solche Weise wird also auf Kosten des unzureichenden Stickstoffmaterials eine gewisse Entwickelung ermöglicht. So hatte z. B. in einem Versuche Boussingault's Helianthus argophyllus ohne Stickstoffnahrung in 77 Tagen das 4,6fache Trockengewicht erreicht, während diese Pflanze allerdings unter den gleichen Bedingungen, aber mit Zugabe von Salpeter cultivirt, 188 mal soviel Trockensubstanz aufzuweisen hatte, als der Samen.

Begreiflicher Weise wird das Erntegewicht schon durch eine kleine Gabe von Stickstoffnahrung erheblich gesteigert. Desshalb ist es auch nicht so leicht, eine Nährflüssigkeit so frei von Stickstoffverbindungen herzustellen, dass durch dieselben gar kein Effect auf die Entwickelung eines Pilzes geübt wird, der zudem die gesammte in der Flüssigkeit vorhandene Stickstoffmenge in sich concentrirt und nutzbar macht (§ 22), ebenso jede Spur von Ammoniak verwendet, die etwa durch Vermittlung der Luft herbeigeführt wird.

Wenn alle übrigen Nährstoffe und Bedingungen geboten sind, kann sich recht wohl, so lange nur die Stickstoffnahrung in ungenügender Menge zur Verfügung steht (sich im Minimum befindet), eine annähernde Proportionalität zwischen dem gebotenen Stickstoff und dem Trockengewicht der Ernte ergeben, wie das öfters beobachtet wurde[8]). Doch ist es nicht wunderbar, wenn bei der Complicirtheit der obwaltenden und maassgebenden Verhältnisse ein einfaches Ver-

---

1) Wicke, Bot. Ztg. 1862, p. 393.

2) Nach Reinke (Unters. a. d. bot. Laborat. zu Göttingen 1881, Heft 2, p. 9) wird Ammoniak auch von Aethalium septicum exhalirt.

3) Hosaeus, Jahresb. d. Agriculturch. 1867, p. 100; Rauwenhoff, Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 219. M. Schulz (Journal f. prakt. Chem. 1862, Bd. 87, p. 129) giebt Bildung von N an.

4) Vgl. Wolff u. Zimmermann, Bot. Ztg. 1871, p. 280.

5) Löseke, Chem. Centralbl. 1871, p. 520.

6) Treub, Annal. d. jard. bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 13, p. 1.

7) Vgl. z. B. Hellriegel, Unters. über d. Stickstoffnahrung 1888, p. 19, 174. — Bei Mangel von Phosphorsäure etc. treten ähnliche Erscheinungen auf.

8) Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. 1, p. 283; Hellriegel, Jahresb. d. Agriculturchem. 1868—69, p. 247 u. Unters. über d. Stickstoffnahrung 1888, p. 55 etc; Ritthausen, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 384; Fittbogen, Landwirth. Jahrb. 1874, p. 146; E. Wolff, Versuchsstat. 1877, Bd. 20, p. 395.

hältniss zwischen Stickstoffzufuhr und Trockensubstanz nur annähernd oder in bestimmten Fällen gar nicht beobachtet wird.

Blicke auf den Kreislauf des Stickstoffs. Aus obiger Uebersicht ist zugleich zu ersehen, wie die specifisch verschiedenen Ausbildungen und Fähigkeiten darauf hinzielen, dass die Organismen in gegenseitiger Unterstützung und Abhängigkeit für den stetigen Kreislauf des Stickstoffs im Haushalt der Natur thätig sind (vgl. § 51). Auf die Pflanzen, welche die gewöhnlichen Endproducte der Zerstörung, Salpetersäure und Ammoniak assimiliren, sind die Thiere und diejenigen Pflanzen angewiesen, welchen die Fähigkeit abgeht, die Proteinstoffe von den einfachsten Stickstoffverbindungen aus aufzubauen. Durch die Lebensthätigkeit der Thiere und Pflanzen werden andererseits reichlich Proteinstoffe zertrümmert und durch die Organismen, welche von animalischen und vegetabilischen Auswurfstoffen und Zerfallsproducten leben, werden ebenfalls grössere Quantitäten von einfachsten Stickstoffverbindungen geschaffen. Das hierbei vielfach entstehende Ammoniak dient wiederum als Betriebsmaterial den schon erwähnten Nitrobacterien, die durch das Zusammenwirken von Nitrit- und Nitratbacterien in einem normal durchlüfteten Boden für die Entstehung von Salpetersäure sorgen[1]). Für die auf solchem Boden lebenden grünen Pflanzen ist aber gerade die Salpetersäure zumeist die beste Stickstoffnahrung. Durch die continuirliche Nitrification wird aber eine zureichende Versorgung mit Salpetersäure erreicht, während zugleich eine Anhäufung im Boden vermieden ist, die einen grösseren Verlust durch Auswaschen zur Folge haben würde, da die Salpetersäure im humösen Boden nicht absorbirt wird (§ 28).

Allerdings wird der Vorrath an gebundenem Stickstoff durch die Thätigkeit gewisser Mikroorganismen vermindert (§ 102) und ferner wird freier Stickstoff in der unbelebten Natur bei Verbrennungen und in gewissen anderen Processen gebildet. Somit ist zur Erhaltung des Gleichgewichts im stetigen Kreislauf eine entsprechende Rückführung des molecularen Stickstoffs in nutzbare Verbindungen eine eiserne Nothwendigkeit. Hierbei spielen die schon erwähnten stickstoffassimilirenden Pflanzen eine hervorragende, vielleicht sogar die bedeutendste Rolle. Wieviel von der Gesammtregeneration auf ihr Conto kommt, lässt sich allerdings nicht genau abschätzen, da in der Natur noch andere Processe in analogem Sinne und ebenfalls dauernd wirksam sind[2]). So entstehen, wie schon lange bekannt ist, Oxydationsstufen des Stickstoffs bei elektrischen Entladungen in feuchter Luft, also bei Gewittern und möglicher Weise wird unter Umständen eine gewisse Bindung durch schwache elektrische Ströme im Boden u. s. w. erzielt. Hat sich Schönbein's Annahme, beim Verdampfen von Wasser werde Stickstoff in Verbindung übergeführt, als irrig erwiesen, so ist doch nicht abzusehen, ob nicht andere Vorgänge in der Natur eine gewisse Bedeutung gewinnen. Vielleicht gilt dieses für Verbrennungsprocesse und somit auch für vulkanische Ausbrüche, da in der That durch Verbrennung

1) Vgl. § 63. Alle exacten Untersuchungen haben bestätigt, dass die Nitrification im Boden, wie zuerst (1877) von Schlösing und Müntz gezeigt wurde, durch Mikroorganismen besorgt wird. Näheres bei Sachsse, Agriculturch. 1888, p. 139; Wortmann, Landwirthschaftl. Jahrb. 1891, Bd. 20, p. 175; Pitsch, Versuchsst. 1893. Bd. 42, p. 87; Burri, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. 1, p. 22.

2) Lit. über die Stickstoffbindung bei E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 695; Baumann, Versuchsst. 1888, Bd. 35, p. 243; Frank, Unters. über die Ernährung d. Pflanze mit Stickstoff 1888, p. 66 (Separat a. Landw. Jahrb.); Ilsova, Bericht d. chem. Gesellsch. 1890, Ref. p. 85; Loew, ebenda 1890, p. 1443. F. v. Lepel, Bericht d. chem. Gesellsch. 1897, p. 1027.)

und durch Hitze eine Verkettung von Stickstoff mit anderen Elementen erzielbar ist. Dieses Ziel vermag der Chemiker überhaupt auf verschiedene Weise zu erreichen und vielleicht gelingt es einmal, aus dem Stickstoff der Luft Verbindungen so billig herzustellen, dass diese mit Vortheil als Düngmaterial Verwendung finden können.

Jedenfalls wird durch die immer wieder erscheinende Pflanzendecke sicher bezeugt, dass in der Natur als Resultante eine richtige Stickstoffbilanz herauskommt und herauskam. Wenn freilich der Mensch mit der Ernte alljährlich grosse Mengen des Stickstoffvorraths dem Felde entzieht, ohne durch Düngung einen genügenden Ersatz zu geben, dann wird bekanntlich über kurz oder lang der Mangel an Stickstoff durch das kümmerliche Gedeihen der ausgesäeten Pflanzen angezeigt. Denn nach einer Calculation Boussingault's werden im Elsass bei Fruchtwechsel mit der Ernte durchschnittlich im Jahre 51 Kilo Stickstoff pro 1 Hectar hinweggeführt[1]), während durch Regen, Thau, Ammoniakdämpfe u. s. w. auf die gleiche Fläche im Jahre zwischen 2—30 Kilo[2]) gelangen. Aus dem eintretenden Stickstoffmangel geht aber hervor, dass unter diesen Umständen die Thätigkeit der stickstoffbindenden Bodenbacterien das Deficit nicht deckt.

Anders liegt es bei Lupinen, Erbsen und anderen Leguminosen, die in Verband mit den Knöllchenbacterien den Stickstoff so reichlich assimiliren, dass sie ohne eine andere Stickstoffzufuhr ganz gut fortkommen (§ 69). Wenn dann diese Pflanzen an Ort und Stelle absterben oder untergepflügt werden (Gründüngung), so wird damit der Stickstoffgehalt des Bodens vermehrt. Solche Pflanzen werden also in der Natur gerade da, wo es an Stickstoffverbindungen mangelt, die Oberhand gewinnen und durch ihr Gedeihen den Boden für andere Pflanzen vorbereiten. Ob dann, wenn Stickstoffsammler fehlen, ein Gewinn oder Verlust im Boden sich einstellt, hängt von den jeweiligen Umständen ab. Denn dem Stickstoffverlust durch Auswaschen, Abgabe von Ammoniakdampf u. s. w. steht andererseits die Zufuhr durch Regen, Thau u. s. w. gegenüber. Ist eine solche Zufuhr ausgeschlossen, dann verliert ein völlig sterilisirter Boden, wohl durch Ammoniakausgabe, nicht selten etwas Stickstoff, während andererseits durch die Thätigkeit geeigneter Bodenbacterien ein erheblicher Gewinn an Stickstoff erreicht werden kann (vgl. § 69).

§ 69. Assimilation des freien Stickstoffs.

Nach den vorliegenden Erfahrungen ist die Nutzbarmachung des freien (molecularen) Stickstoffs an die Thätigkeit bestimmter Mikroorganismen gekettet, von denen gewisse Arten im symbiotischen Zusammenwirken mit Leguminosen und einigen anderen Pflanzen die Assimilation des molecularen Stickstoffs bewerkstelligen, andere Arten aber dieses Ziel erreichen, während sie im Boden oder in einer geeigneten Nährflüssigkeit hausen. Eines dieser Bodenbacterien (Clostridium Pasteurianum), das in jüngster Zeit durch die ausgezeichneten Untersuchungen Winogradsky's[3]) näher bekannt wurde, ist ein anaerobes

---

1) Vgl. A. Mayer, Lehrb. d. Agriculturch. 1895, IV. Aufl., p. 193.
2) Vgl. Sachsse, Agriculturch. 1888, p. 78, 586.
3) Winogradsky I) Compt. rend. 1893, Bd. 116, p. 1385; II) ebenda 1894, Bd. 118,

Buttersäurebacterium (§ 103), das bei Verarbeitung von Zucker neben Buttersäure hauptsächlich Essigsäure, Kohlensäure und Wasserstoff producirt und dabei Stickstoff so reichlich assimilirt, dass es ohne jede Zufuhr einer Stickstoffverbindung gut gedeiht.

Dieses Clostridium Pasteurianum liess sich nur schwierig von zwei anderen, den Stickstoff nicht assimilirenden Bacterien trennen, mit denen es in der Natur offenbar immer vergesellschaftet ist und mutualistisch zusammenwirkt. Denn in dieser Vereinigung kommen die beiden Begleitbacterien in einem Nährboden fort, der frei von Stickstoffverbindungen ist. Das für sich allein obligat anaerobe Clostridium Pasteurianum gedeiht aber nunmehr bei Sauerstoffzutritt und vermag also nun unter diesen Bedingungen in einer normalen Culturflüssigkeit und sicherlich auch in einem durchlüfteten Boden den freien Stickstoff zu assimiliren. Diese Assimilation fällt in der Gesellschaft der Begleitbacterien anscheinend ebenso reichlich aus, als durch das isolirte Clostridium bei anaerobem Leben. Jedoch müssen fernere Studien entscheiden, ob die Begleiter nur durch Abhalten des Sauerstoffs oder noch in anderer Weise die Thätigkeit des stickstoffassimilirenden Clostridiums beeinflussen (vgl. Kap. IX).

Da aber die Ausübung der potentiellen Fähigkeiten immer von den jeweiligen Bedingungen abhängt, so ist mit einem negativen Resultat nicht erwiesen, dass unter keinen Umständen der freie Stickstoff assimilirt wird. Wenn desshalb eine solche Assimilation für die isolirten Knöllchenbacterien nicht oder nur in geringem Grade beobachtet wurde, so ist damit völlig vereinbar, dass dieselben unter anderen Bedingungen den freien Stickstoff sehr ausgiebig ausnutzen. Dieses muss in der That der Fall sein, da durch die Thätigkeit dieser Bacterien die ansehnliche Stickstoffassimilation der Leguminosen bewirkt wird. In diesen Knöllchenbacterien liegen zugleich Organismen vor, die bei Luftzutritt wachsen und vermuthlich auch während ihrer Thätigkeit in den Wurzelzellen mit Sauerstoff versorgt sind (§ 70). Uebrigens erscheint auch Clostridium Pasteurianum im Vereine mit seinen Begleitern als ein aerobes Wesen und es ist zu vermuthen, dass im Boden oder an anderen Wohnstätten Organismen gefunden werden, die für sich allein den Stickstoff bei aerobem Leben assimiliren.

Ohnehin darf man auf Grund der Erfahrungen über andere Functionen mit Sicherheit erwarten, dass die Befähigung zur Assimilation des freien Stickstoffs in einem graduell verschiedenen Maasse ausgebildet ist und dass sich Abstufungen zu denjenigen Organismen finden, in denen eine solche Assimilation nicht mehr zu bemerken ist. In der That hat Winogradsky (l. c. III, p. 350) aus dem Boden bereits zwei andere Bacterien isolirt, die den freien Stickstoff nur in geringem Grade und zwar nur dann assimiliren, wenn ihnen durch die Darbietung einer kleineren Menge einer geeigneten Stickstoffverbindung Wachsthum und Vermehrung ermöglicht wird. In ähnlicher Weise sollen nach Puriewitsch[1])

p. 353; III) Archiv. d. scienc. biol. d. l'institut d. méd. exp. d. St. Pétersbourg 1895, Bd. II, p. 297.

1) Puriewitsch, Ber. d. Bot. Ges. 1895, p. 343. Auch von Frank (Bot. Ztg. 1893, p. 146; Landwirth. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 6, u. von Berthelot (Annal. d. chim. et d. phys. 1893, VI. sér., Bd. 30, p. 427) wird Stickstoffassimilation für Penicillium u. einige andere Pilze angegeben; ebenso schon früher von Sestini u. del Torre (Versuchsstat.

Penicillium glaucum und Aspergillus niger eine sehr geringe Menge des molecularen Stickstoffs verarbeiten, während eine solche autonome Stickstoffassimilation für Algen und für alle höher stehenden Pflanzen bis dahin noch nicht erwiesen ist.

Die zuletzt genannten Organismen, auch, soweit bekannt, die Knöllchenbacterien bedürfen den freien Stickstoff nicht, während nach Winogradsky (III, p. 339) das Clostridium Pasteurianum sich derart an die Verarbeitung des freien Stickstoffs accommodirt hat, dass es bei Sistirung dieser gewohnten Function, also bei Entziehen des freien Stickstoffs, nicht mehr fortkommt[1]. Aber selbst bei Gegenwart von Stickstoff vermag dieses Bacterium in Bouillon nicht zu gedeihen, während die Gegenwart von etwas Ammonsulfat sein Wachsthum nicht hemmt. Unter diesen Umständen scheint sogar ein Theil des Stickstoffbedarfs durch Ammoniak gedeckt zu werden und wir werden noch hören, dass in Leguminosen die Assimilation des freien Stickstoffs sehr weitgehend eingestellt wird, wenn Nitrate reichlich zur Verfügung stehen.

Ein Bacterium, das so energisch den freien Stickstoff assimilirt, vermag natürlich bei günstigen Culturbedingungen durch seine continuirliche Arbeit einen Boden mehr und mehr mit Stickstoffverbindungen zu bereichern. Ob in diesem Sinne in der Natur überall in erster Linie Clostridium Pasteurianum thätig ist, muss freilich dahin gestellt bleiben. Denn wenn Winogradsky unter allen aus dem Boden rein gezüchteten Bacterien nur bei dieser Art eine energische Stickstoffassimilation fand, wenn er ferner nachwies (l. c. IV, p. 298), dass die von Berthelot[2]) mit Hilfe von Nährgelatine isolirten Bacterien den Stickstoff nicht fixiren, so sind doch andere stickstofffixirende Mikroorganismen nicht ausgeschlossen, die vielleicht unter den angewandten Bedingungen nicht zur Entwickelung kommen.

Jedenfalls ist aber, wie zuerst Berthelot[3]) nachwies, die Bereicherung des Bodens durch Fixirung des freien Stickstoffs von Mikroorganismen abhängig und unterbleibt demgemäss in einem sterilisirten Boden. Bei alleiniger Gegenwart von Mikroorganismen oder von Mikroorganismen und Algen wurde aber öfters in mässiger Zeit für 100 g Erde eine Fixirung von 10, ja sogar von 25 mg Stickstoff beobachtet[4]). Würde der Ackerboden bis in eine gewisse Tiefe mit gleicher Energie arbeiten, so käme im Laufe eines Jahres pro Hectar eine Bindung von mehr als 30 Kilo Stickstoff zu Wege[5]). Bei den Versuchen im Kleinen walten indess günstigere Bedingungen, als in einem Ackerboden und die Erfahrungen lehren, dass, ohne Mithilfe von Leguminosen etc., eine so hohe Stickstoffbereicherung des Bodens im Freien nicht erreicht wird (vgl. § 68). Etwas

---

1876, Bd. 19, p. 8) sowie von Jodin (Compt. rend. 1862, Bd. 55, p. 612). Die Versuche der letztgenannten Forscher sind jedenfalls ohne Belang und auch gegen die Beweiskraft der übrigen Resultate lassen sich Bedenken geltend machen. Für einen Aspergillus fand Winogradsky (III, 1895, l. c., p. 350) keine Stickstofffixirung.

1) In Bezug auf andere Functionen vgl. § 64.

2) Berthelot, Compt. rend. 1893, Bd. 116, p. 842.

3) Berthelot, Compt. rend. 1885, Bd. 101, p. 175. Weitere Belege bei Tacke, Landw. Jahrb. 1889, Bd. 18, p. 453; ferner Frank, Kossowitsch.

4) Tacke, Landw. Jahrb. 1889, Bd. 18, p. 453 u. die hier citirte Literatur; Kossowitsch, Bot. Ztg. 1894, p. 112.

5) Vgl. Sachsse, Agriculturch. 1883, p. 588.

Stickstoff wird zwar (ohne Mithilfe von Leguminosen) unter normalen Verhältnissen gewöhnlich fixirt, doch kommt es, ebenso wie bei Versuchen im Kleinen, auch vor, dass stickstoffentwickelnde Organismen die Oberhand gewinnen und auf diese Weise ein Verlust an Stickstoff eintritt (vgl. Tacke, l. c.).

Wenn Winogradsky in den Versuchen mit Clostridium Pasteurianum für die Verarbeitung von 1000 mg Zucker eine Bindung von 1,5 bis 3 mg Stickstoff beobachtete, so ist daraus nicht zu entnehmen, ob dieses oder irgend ein anderes Bacterium im Boden ökonomischer arbeitet. Jedenfalls muss aber eine geeignete Kohlenstoffverbindung als Nahrung zur Verfügung stehen und aus den Versuchen von Berthelot[1]) und von Kossowitsch (l. c.) geht auch hervor, dass durch die Zugabe von Zucker die Fixirung des freien Stickstoffs im Boden erheblich gesteigert werden kann. In der Natur wird diese organische Nahrung durch andere Pflanzen geliefert und führt sich z. B. ganz und gar auf Algen zurück, wenn diese die einzigen chlorophyllführenden Organismen sind, die im Vereine mit Bacterien auf einem ausgeglühten und mit anorganischen Nährsalzen versehenen Sande leben und wirken. Ist dabei der Sand stickstoffarm, so haben die Algen ein Quantum des assimilirten Stickstoffes als Gegengabe zu erhalten und es drängt sich überhaupt die Frage auf, ob nicht etwa Algen und Bacterien in diesen und anderen Fällen in eine innige Berührung, in eine Contactsymbiose treten, in welcher durch Wechselwirkungen der Austausch erleichtert, veranlasst und regulirt wird. Ebenso ist noch nicht geprüft, ob etwa die Bacterien in analoge Beziehungen zu den Wurzeln u. s. w. treten, oder ob unseren Bacterien nur diejenigen organischen Stoffe zur Verfügung stehen, welche sich so wie so mit dem Absterben der Wurzeln u. s. w. dem Boden beimischen.

Wie dem auch sei, jedenfalls wird durch die Stickstoffbacterien da, wo sie arbeiten, eine Stickstoffdüngung herbeigeführt, die auch denjenigen Pflanzen zu gute kommt, welche den freien Stickstoff nicht assimiliren. In dieser Lage befinden sich aber die bisher kritisch geprüften höheren Pflanzen, auch die Leguminosen u. s. w., sofern die Mitwirkung der Knöllchenbacterien ausgeschlossen ist. Denn bei allen gegentheiligen Angaben dürfte der Stickstoffgewinn auf die besprochene Fixirung durch die Bodenorganismen zurückzuführen sein.

Es gilt dieses auch für die Versuche Frank's[2]), welche für Hafer, Raps und überhaupt für alle knöllchenfreien Pflanzen einen z. Th. ziemlich erheblichen Stickstoffgewinn ergaben, Versuche, aus welchen dieser Forscher offenbar mit Unrecht folgert, dass alle Pflanzen mit der Fähigkeit ausgestattet seien, den freien Stickstoff zu assimiliren. Denn da Frank wiederholt das Auftreten von Algen hervorhebt, so lag in seinen Experimenten ein steriler Boden nicht vor. Noch jüngst hat aber Petermann[3]) exact nachgewiesen, dass in einem sterilen Boden die Gerste keinen Stickstoff fixirt, während er in früheren Versuchen[4]) (die Frank zu seinen Gunsten anruft), für diese Pflanze einen

---

1) Berthelot, Compt. rend. 1893, Bd. 116, p. 842.

2) Frank, I) Bot. Ztg. 1893, p. 139; II) Unters. über d. Ernährung d. Pflanze mit Stickstoff 1888; III) Pilzsymbiose d. Leguminosen 1890; IV) Die Assimilation des freien Stickstoffs 1892. (Separatabzüge aus den Landw. Jahrbüchern). — Vgl. auch Frank, Lehrb. d. Bot. 1892, p. 563.

3) Petermann, Bullet. d. l'Acad. r. d. Belgique 1893, III. sér., Bd. 25, p. 267. Auch Petermann, Rech. d. Chim. et d. Physiol. 1894, Bd. II, p. 265.

4) Petermann, ebenda 1889 u. 1890. (Bouilhac, Compt. rend. 1896, Bd. 123 p. 828.)

erheblichen Stickstoffgewinn erhalten hatte, als der Boden Mikroorganismen und Algen beherbergte. Bei Schlösing und Laurent[1]) genügte schon die Unterdrückung der Algen, um eine Stickstoffzunahme in Hafer, Senf, Kresse zu verhindern. Ferner führten u. a. die Studien von Aeby[2]) sowie von Pfeiffer und Franke[3]) zu dem Schlusse, dass der Senf für sich den freien Stickstoff nicht verarbeiten kann. Alle diese Erfahrungen stehen in vollem Einklang mit den Erfahrungen Hellriegel's[4]), nach welchen unter den Phanerogamen nur die knöllchenführenden Leguminosen den molecularen Stickstoff assimiliren. Ob diese Fähigkeit etwa gewissen Algen u. s. w. zukommt, muss dahingestellt bleiben. In den bisherigen Versuchen mit isolirten Algen wurde ein negatives Resultat erhalten[5]) und die Bedeutung der Algen für die Stickstofffixirung im Boden kann sich sehr wohl auf das schon besprochene Zusammenwirken mit Bacterien beschränken.



Fig. 59. Wurzelknöllchen von Lupinus luteus. 1/2 der (nat. Grösse.)

Leguminosen. Die Befähigung der Leguminosen, den freien Stickstoff auszunutzen, wurde durch die trefflichen Untersuchungen von Hellriegel[6]) sicher gestellt. Dieser Forscher erkannte zugleich, dass diese Stickstoffassimilation an den Besitz der Wurzelknöllchen (Fig. 59) gekettet ist, deren Bildung von der Infection durch die im Boden lebenden Mikroorganismen verursacht wird; Mikroorganismen, die fernerhin als bestimmte Bacterien erkannt wurden (Knöllchenbacterien; Bacillus radicicola Beyerinck; Rhizobium leguminosarum Frank). Mit Hilfe von Wurzelknöllchen vermag auch die Erle[7]), wie neuerdings sicher erwiesen wurde, den molecularen Stickstoff sich dienstbar zu machen, und das gleiche dürfte nach Nobbe[8]) für Elaeagnus und Podocarpus gelten.

1) Schlösing u. Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1892, Bd. 6, p. 115 u. 827.

2) Aeby, Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 138.

3) Pfeiffer u. Franke, ebenda p. 117 u. 1887, Bd. 48, p. 418. Hier ist auch die Ansicht von Liebscher über den Senf nachzusehen.

4) Hellriegel, Unters. über d. Stickstoffnahrung etc. 1888.

5) Kossowitsch, Bot. Ztg. 1894, p. 112; Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 793. Frank Bot. Ztg. 1893, p. 146) nimmt auch für d. Algen Stickstofffixirung an.

6) Hellriegel, Unters. über d. Stickstoffnahrung d. Gramineen u. d. Leguminosen 1888; Bericht d. bot. Gesellsch. 1889, p. 138.

7) Hiltner, Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 160.

8) Nobbe, Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 155 u. 1892, Bd. 41, p. 138. Ueber die Knöllchen von Podocarpus, vgl. Janse, Annal. d. Jardin bot. d. Buitenzorg 1896 Bd. 14, p. 66. — Geprüft ist bis dahin wohl noch nicht, ob etwa auch gewisse Mykorhizen den freien Stickstoff assimiliren.

Die Erfahrungen Hellriegel's über die Fixirung des Stickstoffs durch Leguminosen haben allgemein Bestätigung gefunden und ebenso constatirten Prazmowski[1]), Schlösing und Laurent[2]), Nobbe[3]) u. a., dass die Leguminosen ohne den Besitz von Knöllchen den freien Stickstoff ebenso wenig assimiliren, wie andere Phanerogamen. Die gegentheiligen Befunde Frank's[4]) dürften in der schon besprochenen Mithilfe von stickstoffassimilirenden Bodenorganismen ihre Erklärung finden.

Die Leguminosen assimiliren den freien Stickstoff so reichlich, dass viele derselben ohne jede Zufuhr von Stickstoffverbindungen normal gedeihen. Es ist dieses aus der Fig. 60 zu ersehen, nach welcher sich die Erbsen bei alleiniger



Fig. 60. Die Pflanzen wurden in einem sehr stickstoffarmen Ackerboden ohne Zusatz (*O*), mit Zugabe von Kaliphosphat (*KP*) und von Kaliphosphat + Kalisalpeter (*KPS*) erzogen. Die übrigen Aschenbestandtheile waren im Boden in genügender Menge enthalten, der auch nicht frei von Stickstoff u. s. w. war, und dieserhalb verursachte, dass Erbsen und Hafer sich etwas weiter entwickelten, als es in einem ganz stickstofffreien Boden der Fall sein würde. (Nach Wagner, Die rationelle Düngung 1891, II. Aufl., p. 13.)

Darbietung der Aschenbestandtheile *A*(*KP*) fast ebenso üppig entwickelten, als diejenigen, welche ausserdem eine Zugabe von Salpeter erhielten (*KPS*). Dagegen ist der Hafer (Fig. 60 *B*) nur bei Düngung mit Salpeter (*KPS*) zu einer nor-

---

1) Prazmowski, Versuchsstat. 1891, Bd. 38, p. 5.

2) Schlösing u. Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1892, Bd. 6, p. 65 u. 827.

3) Nobbe, Versuchsstat. 1893, Bd. 42, p. 467; 1894, Bd. 45, p. 155; 1896, Bd. 47, p. 266. Weitere Literatur bei Stutzer, Centralbl. f. Bacter. 1895, Abth. II, Bd. I, p. 72.

4) Frank in den p. 386 citirten Abhandlungen.

malen Entwickelung gekommen und hat es ohne die Salpetersäure, bei Darbietung der Aschenbestandtheile (*KP*) nicht weiter gebracht, als in dem sehr nährstoffarmen Boden (*O*).

Als Beleg mögen hier noch einige Zahlenwerthe Platz finden, die von Hellriegel und Wilfarth[1]) in Experimenten mit Lupinus luteus erhalten wurden. Die Pflanzen wurden in einem nahezu stickstofffreien Sande unter Zugabe der Aschenbestandtheile cultivirt. Während nun in einer Anzahl der Culturgefässe durch Zusatz von etwas Aufguss aus Lupinenboden für die normale Knöllchenbildung gesorgt war, wurde diese in den anderen Gefässen durch entsprechende Vorsichtsmaassregeln verhütet. Aus Vers. *d*, in welchem eine gleiche Menge (40 g) des aufgekochten Bodenaufgusses zugefügt wurde, ist zugleich zu ersehen, dass die auf diese Weise dem Sande zugeführte Stickstoffmenge ohne praktische Bedeutung ist.

Pro Culturgefäss, d. h. von je 2 Pflanzen in Summa.

	Geerntete Trockensubstanz g.	darin N. g.	N gegeben mit Saat, Boden und Aufguss g.	Gewinn, resp. Verlust an N. g.
	I. Mit Knöllchenbildung.			
a)	38,919	0,998	0,022	+ 0,975
b)	33,755	0,981	0,023	+ 0,958
	II. Ohne Knöllchenbildung.			
c)	0,989	0,016	0,020	— 0,004
d)	0,828	0,011	0,022	— 0,009

Die Leguminosen verstehen aber auch sehr gut die Salpetersäure zu assimiliren und mit der Verarbeitung dieser wird zugleich die Assimilation des freien Stickstoffs erheblich vermindert. Ja es scheint, dass dann, wenn Salpetersäure genügend zur Verfügung steht, die Ausnutzung des freien Stickstoffs ganz oder fast ganz aufgegeben wird[2]). Doch werden erst fernere Studien volle Klarheit zu schaffen haben.

Ebenso ist noch nicht genügend festgestellt, ob das Gedeihen der Leguminosen und der Knöllchenbacterien durch die Sistirung der Verarbeitung des freien Stickstoffs gar nicht beeinträchtigt wird. Sollte dieses, wie es scheint zutreffen, so würde diesen Pflanzen eine grössere Accommodationsfähigkeit zukommen, als dem Clostridium Pasteurianum, das bei Unterbrechung der gewohnten functionellen Thätigkeit mit Stickstoffverbindungen nicht fortkommt. Möglicher Weise sind solche Eigenschaften in den verschiedenen Arten von Leguminosen in einem ungleichen Grade ausgebildet. In der That scheinen einige Erfahrungen[3]) hierfür zu sprechen, ohne indess zu einem Schlusse zu berechtigen, da in den Versuchen nicht in genügendem Grade auf die Gesammtheit der mitwirkenden Factoren Rücksicht genommen wurde. So fällt, um nur auf einen Fall hinzuweisen, schon bei Vorhandensein einer geringen Zahl von Knöllchen oder einer minder wirkungsvollen Bacterienform die Stickstofffixirung geringer aus und damit wird erzielt, dass eine Zugabe von Salpeter eine ansehnlichere Beschleunigung des Wachsthums herbeiführt.

---

1) Hellriegel u. Wilfarth, Ber. d. Bot. Ges. 1889, p. 141.

2) Vgl. Hellriegel 1888, l. c., p. 149; Frank, l. c. 1892, p. 41; Hiltner, Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 161 (für die Erle).

3) Vgl. Hellriegel u. Frank, l. c.

Wie immer das symbiotische Zusammenwirken im näheren aufgehellt werden mag, jedenfalls behalten die von Hellriegel ermittelten Thatsachen stets ihre fundamentale Bedeutung. Zunächst hat es jedenfalls die grössere Wahrscheinlichkeit für sich, dass die Fixirung des Stickstoffes von den Knöllchenbacterien besorgt wird. Denn eine solche Fähigkeit ist bisher nur für Mikroorganismen bekannt und nach dem, was früher (p. 384) gesagt wurde, kann es nicht überraschen, wenn die Knöllchenbacterien nur unter ganz bestimmten Bedingungen, also bei dem Zusammenwirken mit den beherbergenden lebendigen Zellen einer Leguminose, eine energische Stickstoffassimilition entfalten. Gegen eine solche Thätigkeit kann also in keiner Weise in das Feld geführt werden, dass in den Versuchen mit Reinculturen für die Knöllchenbacterien bis dahin keine oder nur eine geringe Stickstofffixirung beobachtet wurde[1]). Bei der grossen Anzahl der Wurzelknöllchen — Nobbe[2]) fand an einer Erbsenpflanze 4572 — und der darin hausenden Bacterien, ist wohl keine ausgiebigere Stickstofffixirung nöthig, als bei Clostridium Pasteurianum, um mit der Zeit den maximalen Stickstoffgewinn einer Leguminose zu bewirken.

Ist diese Annahme richtig, so wird die Stickstofffixirung nur in den Wurzeln ausgeführt, da sich nur in diesen die Bacterien finden[3]). Für solche Localisirung der Stickstoffbindung sprechen auch die Versuche von Kossowitsch[4]). Ebenso ist der Aufbau und das Verhalten der Knöllchen und der Pflanze unter normalen und abnormen Bedingungen mit dieser Annahme völlig vereinbar[5]). Wenn endlich die abgestorbenen Bacterien resorbirt werden, so spricht das in keiner Weise gegen die obige Auffassung, berechtigt aber nicht zu dem von Frank[6]) gezogenen Schlusse, die Bacterien seien speciell zum Zwecke des Verspeisens von der Pflanze gezüchtet.

Ein durchaus zwingender Beweis für die obige Auffassung ist allerdings noch nicht erbracht und unmöglich wäre es nicht, dass durch die Wechselwirkung mit dem Bacterium die Leguminose die Fähigkeit erlangt, den freien Stickstoff zu assimiliren. Bis dahin spricht nichts für ein solches Verhältniss und Frank (l. c.), der die Ansicht vertritt, das Bacterium wirke als beschleunigender Reiz, geht von der unrichtigen Voraussetzung aus, dass alle Phanerogamen so wie so den Stickstoff fixiren. In den übrigen Argumentationen, die sämmtlich nicht stichhaltig sind, ist u. a. wiederholt vergessen, dass der Ort des Vorkommens und Speicherns nichts über die Bildungsstätte der Stickstoffver-

1) Beyerinck, Bot. Ztg. 1888, p. 798; Prazmowski 1891, l. c., p. 55; Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1891, Bd. 5, p. 136; Frank, l. c. 1892, p. 44; Berthelot, Annal. d. chim. et d. phys. 1893, VI. sér., Bd. 30, p. 425; (Stutzer, Centralbl. f. Bacteriol. 1896, II. Abth., Bd. 2, p. 669. Inzwischen erhielt ein positives Resultat bei bestimmten Culturbedingungen Mazé, Annal. d. l'Institut Pasteur 1897, Bd. 11, p. 44.

2) Nobbe, Versuchsstat. 1891, Bd. 39, p. 335. — Vgl. ferner Frank, l. c. 1890, p. 9; Kionka, Biol. Centralbl. 1891, Bd. 11, p. 283.

3) Frank hat wenigstens früher (l. c. 1890, p. 26, 73) eine allgemeine Verbreitung der Bacterien durch die ganze Pflanze angenommen. Zinsser (Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 423) hat aber dargethan, dass diese Annahme irrig ist.

4) Kossowitsch, Bot. Ztg. 1892, p. 697.

5) Vgl. Prazmowski, l. c. 1891, p. 51; Frank, Bericht d. Bot. Ges. 1892, p. 271 u. Lehrb. d. Bot.

6) Frank, Ber. d. Bot. Ges. 1891, p. 248. Vgl. dieses Buch § 65.

bindung aussagt[1]). Zudem schliesst active Thätigkeit der Knöllchenbacterien die Synthese von Eiweissstoffen in den grünen Blättern nicht aus, zu denen sehr wohl von den Knöllchen aus Amide oder einfachere Stickstoffverbindungen gelangen könnten.

Wie im näheren die Ueberführung des Stickstoffs in Verbindungen ausgeführt wird und, was ferner als erstes Product dieser Assimilation auftritt, ist weder für Clostridium Pasteurianum, noch für die Wurzelknöllchen bekannt. Auch zwingen die Erfahrungen nicht zu dem Schlusse, dass, wie Nobbe und Hiltner[2]) annehmen, in den Knöllchen speciell die Bacteroiden die Fixirung des Stickstoffs besorgen. Zu bezweifeln ist aber nicht, dass die aeroben Knöllchenbacterien in den selbst sauerstoffbedürftigen Zellen des Knöllchengewebes[3]) bei Sauerstoffzutritt leben und arbeiten, während Clostridium Pasteurianum bei anaerobem Leben den freien Stickstoff assimilirt. Wenn sich dabei im letzteren Falle Wasserstoff entwickelt, so lehren doch die Wurzelknöllchen, dass ein solcher Process für die Stickstofffixirung nicht generell nothwendig ist[4])

Knöllchenbildung und Infectionsbedingungen. Wir können hier nicht näher auf Bau und Eigenschaften der Knöllchen und der zugehörigen Bacterien eingehen. Auch bedarf es keiner Argumente, dass die Knöllchenbildung durch bestimmte Bacterien veranlasst wird, die in den lebendig bleibenden Zellen des Knöllchengewebes ihren Wohnsitz aufschlagen[5]). Dabei pflegen die Bacterien nur local zu inficiren, d. h. von den Knöllchen aus nicht weithin in den Geweben sich auszubreiten. Denn die Knöllchenbildung bleibt auf. die mit dem inficirenden Boden in Berührung tretenden Wurzelpartien beschränkt[6]) und Zinsser (l. c.) hat direct erwiesen, dass Knöllchenbacterien oder deren Keime weder in den knöllchenfreien Wurzeltheilen, noch in dem Stengel- und Blattgewebe der Leguminosen vorhanden sind. Ja es gehen sogar die in die genannten Organe injicirten Knöllchenbacterien, ebenso wie andere Bacterien, nach einiger Zeit zu Grunde[7]). Demgemäss tritt an den Wurzeln von Keimpflanzen und Stecklingen nur dann Knöllchenbildung ein, wenn vom Boden aus eine Infection herbeigeführt wird[8]).

Nach den positiven Resultaten mit Reinculturen (Prazmowski, Beyerinck, Nobbe etc.), reicht eine einzelne Bacterienart zur normalen Ausbildung der Knöllchen aus, in denen aber nach einigen Autoren auch zwei Bacterienarten vorkommen können. Auch ist es noch fraglich, ob es eine oder mehrere Species knöllchenbildender Bacterien giebt. Ferner müssen wir dahingestellt lassen, ob das, was als Bacteroiden bezeichnet wurde, immer bestimmte Ent-

---

1) Vgl. z. B. Frank u. Otto, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1889, p. 331; Frank, Bot. Ztg. 1893, p. 154.

2) Nobbe u. Hiltner, Versuchsstat. 1893, Bd. 42, p. 459.

3) Vgl. Kap. IX. Ueber das Durchlüftungssystem d. Knöllchen siehe Frank, Ber. d. Bot. Ges. 1892, p. 271.

4) Vgl. Winogradsky, Compt. rend. 1894, Bd. 118, p. 353.

5) Näheres in den in Anm. 5, p. 390 citirten Arbeiten. Ferner z. B. bei Kionka, Biol. Centralbl. 1891, Bd. XI, p. 282 u. s. w.

6) Vgl. Hellriegel 1888, l. c., p. 175; Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1891, Bd. 5, p. 130; Zinsser, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 423. Der gegentheiligen Annahme von Frank wurde schon gedacht.

7) Zinsser, l. c. Ueber andere Bacterien vgl. ferner Kochs, Biol. Centralbl. 1894, XIV, p. 481; Russel, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 375.

8) Erkannt v. Hellriegel. Vgl. ferner Prazmowski, Versuchsstat. 1891, Bd. 38, p. 58; Nobbe, ebenda 1891, Bd. 39, p. 350; Zinsser, l. c.

wickelungsstadien des Bacteriums oder zuweilen vielleicht anderweitige Zellenbestandtheile vorstellt [1]). Falls aber wirklich alle Knöllchenbacterien zu Bacillus radicicola gehören, so muss diese Species in verschiedenen Anpassungsformen vorkommen. Denn schon Hellriegel [2]) erkannte, dass ein bestimmter Boden nicht eine jede Leguminosenart inficirt, und Nobbe [3]) fand z. B., dass das Bacterium aus den Knöllchen von Pisum sativum wohl bei Phaseolus, aber nicht bei Robinia, Trifolium, Serradella eine Knöllchenbildung hervorruft.

Desshalb ist es jedenfalls am besten, wenn eine Pflanze mit den von derselben Art abstammenden Bacterien inficirt wird. Denn unter diesen Umständen wird am sichersten erreicht, dass sogleich und reichlich eine Bildung der wirksamsten Sorte von Knöllchen auftritt. Dieserhalb ist man in der Praxis jetzt darauf bedacht, nöthigenfalls einen passenden Boden oder eine Reincultur der entsprechenden Bacterien zu geben, wenn die anzubauende Leguminose längere Zeit auf dem Felde nicht cultivirt wurde. Offenbar erhalten sich nämlich diese Knöllchenbacterien im Boden nicht unbegrenzt am Leben, da der Boden nach längerer Zeit die inficirende Wirkung einzubüssen pflegt. Mit Rücksicht auf die specifischen Bacterienformen ist es auch begreiflich, dass die bei uns im Garten cultivirte Sojapflanze zumeist keine Knöllchen bildet, welche an ihr in Japan allgemein gefunden werden [4]).

Specifische Wechselwirkungen sind in jedem Falle zum Zustandekommen der Knöllchen und zur Erhaltung der Symbiose nothwendig, wie schon darin ausgesprochen ist, dass unsere Bacterien nur an bestimmten Pflanzen Knöllchen erzeugen. Das reale Zustandekommen dieser hängt natürlich wiederum von den obwaltenden übrigen Bedingungen ab. So fand Zinsser (l. c.), dass die Knöllchenbildung an der durch Verletzung in Anspruch genommenen Wurzel einer Leguminose für einige Zeit unterbleibt. Weiter werden bei typischen Landpflanzen die Knöllchen in einer Wassercultur nicht so leicht und so reichlich gebildet als im Boden [5]). Ferner wird im allgemeinen durch eine reichliche Darbietung von Salpeter die Zahl der sich ausbildenden Knöllchen mehr oder weniger vermindert [6]).

Bei Gegenwart der richtigen Bacterien kommt unter normalen Bedingungen die Injection sehr sicher und die Ausbildung der Knöllchen so zeitig zu Stande, dass die Keimpflanze einer Lupine, Erbse u. s. w. selbst in einem stickstofffreien Boden eine Periode des Stickstoffhungers nicht durchzumachen hat (Hellriegel l. c.). Ueberall wo sich die Knöllchen finden, haben sie auch die besprochene

---

1) Vgl. die citirten Arbeiten von Beyerinck, Prazmowski, Frank, Kionka Nobbe u. a. Ausserdem z. B. Schneider, Ber. d. Bot. Ges. 1894, p. 11; Gonnermann, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 649. Ueber d. Vorkommen von zweierlei Knöllchen vgl. Frank, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1892, p. 170 u. 293; Möller, ebenda p. 243. — Ferner Morck, Ueber d. Formen d. Bacteroiden 1891.

2) Hellriegel l. c. 1888, p. 146; 1889, p. 142.

3) Nobbe, Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 19; 1896, Bd. 47, p. 266.

4) Kirchner, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1895, Bd. 7, p. 214.

5) Hiltner, Versuchsst. 1896, Bd. 46, p. 161. Das Vorkommen von Knöllchen in Wasserculturen ist schon lange bekannt. Siehe z. B. Prazmowski, Versuchsstat. 1891, Bd. 38, p. 41.

6) Nobbe u. Hiltner, Versuchsstat. 1893, Bd. 42, p. 477; Hiltner, l. c. Einige andere Beobachtungen über äussere Bedingungen bei Beyerinck, Bot. Ztg. 1888, p. 743; Prazmowski, Versuchsstat. 1890, Bd. 37, p. 189; Laurent, Annal. d. Pasteur 1891, Bd. 5, p. 133; Zinsser, l. c.

functionelle Bedeutung. Frank's[1]) Annahme, bei Phaseolus und Robinia seien die Knöllchen nutzlos, hat sich nicht bestätigt. Uebrigens kann es nicht Wunder nehmen, wenn nicht bei allen Leguminosen die Fähigkeit zur Bildung von Knöllchen vorhanden ist, die bei Gleditschia triacanthos bis dahin nicht beobachtet wurden und nicht erzeugt werden konnten[2]). Andererseits ist nicht ausgeschlossen, dass auch in anderer Weise oder durch Vereinigung mit anderen Organismen eine Stickstofffixirung erreicht wird, und es wurde bereits auf die Möglichkeit einer einfachen Contactsymbiose mit Bacterien hingewiesen.

Historisches und Methodisches. Die gasometrischen Messungen Saussure's[3]) konnten wohl die irrigen Anschauungen über die ausgedehnte Verwendung des freien Stickstoffs in der Pflanze widerlegen, doch wurde erst durch Boussingault[4]) exact erwiesen, dass bestimmte Pflanzen den Stickstoff nicht fixiren. Bei der Controle des Stickstoffgehaltes in der Aussaat und in der Ernte (Pflanze, Erde, Boden) überschritten die Differenzen nicht die Fehlergrenzen, gleichviel ob ein Mangel an Stickstoffverbindungen herrschte oder ob durch Zugabe von Salpeter ein kräftiges Gedeihen erzielt worden war. So wenigstens fielen die Versuche aus, als zu den in einem Glaskäfig befindlichen Pflanzen nur die durch Schwefelsäure gewaschene Luft Zutritt fand. Damit war zugleich erwiesen, dass die geringe Stickstoffzunahme in den ersten Versuchen[5]), die in ungewaschener Luft angestellt worden waren, durch Aufnahme von Ammoniak u. s. w. herbeigeführt sein musste. Nach unseren heutigen Erfahrungen ist es auch vollkommen begreiflich, dass ein solches Resultat nicht nur mit Hafer und Lepidium, sondern auch mit Bohne und Lupine erhalten wurde, da die Versuche zumeist, unter Zusatz der nöthigen Aschenbestandtheile, in einem ausgeglühten Bimsteinboden ausgeführt wurden, in welchem offenbar die Bildung von Knöllchen unterblieb. Ebenso erklärt sich naturgemäss die Uebereinstimmung mit Boussingault in den ausgedehnten Experimenten von Lawes, Gilbert und Pugh[6]), in welchen zumeist eine geglühte thonige Erde als Culturboden diente. Dagegen dürfen wir behaupten, dass die Stickstoffbereicherung, welche Ville[7]) stets, auch für Getreidearten u. s. w. fand, entweder

---

1) Vgl. Prazmowski, Versuchsstat. 1891, Bd. 38, p. 60; Nobbe, ebenda 1891, Bd. 39, p. 339, 350.

2) Nobbe, l. c., p. 343.

3) Saussure, Rech. chimique 1804, p. 206. — Weiterhin folgerte Saussure (Mém. d. l. soc. d. phys. d. Génève 1833, Bd. 6, p. 570), dass beim Faulen von Samen unter Umständen eine ziemlich reichliche Entwickelung von Stickstoff oder auch eine sehr geringe Fixirung von freiem Stickstoff eintritt. Schon wegen der ansehnlichen Fehler der damaligen gasometrischen Methoden können diese Versuche Saussure's nicht als Beweis für eine geringfügige Stickstofffixirung angesehen werden, während eine Entbindung von Stickstoff in diesen Experimenten unzweifelhaft festgestellt ist.

4) Boussingault, Agron., Chim. agric. et Physiol. 1860, Bd. I, p. 1. Diese Arbeiten finden sich z. Th. in Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. sér., Bd. I, p. 241 und 1855, IV. sér., Bd. 4, p. 32.

5) Boussingault, Annal. d. Chim. et d. physiqu. 1838, II. sér., Bd. 67.

6) Lawes, Gilbert u. Pugh, Philosoph. transact. 1862, Bd. 151, p. 431. — Mit gleicher Sorgfalt sind kaum angestellt die Versuche von Mène (Compt. rend. 1851, Bd. 32, p. 180); Harting (ebenda 1855, Bd. 41, p. 942); Cloez u. Gratiolet (Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III. sér., Bd. 32, p. 41); Bretschneider (Jahresb. d. Agriculturch. 1861—62. p. 123), welche übrigens zu einem ähnlichen Resultat führten.

7) Ville, Compt. rend. 1852, Bd. 35, p. 464; 1854, Bd. 38, p. 703 u. 723, sowie in Rech. expérimental. 1853 u. 1857.

durch mangelhafte Anstellung der Versuche (vgl. den Commissionsbericht[1]) oder durch eine Stickstofffixirung im Boden herbeigeführt wurde.

Die praktischen Erfahrungen liessen indess keinen Zweifel, dass die Leguminosen mehr Stickstoff gewinnen, als der Boden darbietet, und es war Hellriegel (1888) vorbehalten, zu zeigen, dass diese Pflanzen den freien Stickstoff assimiliren, jedoch nur dann, wenn sie mit Wurzelknöllchen versehen sind. Die weitere Entwickelung unserer Kenntnisse ist schon gekennzeichnet[2]) und ebenso wurden die Gründe dargelegt, welche einzelne Forscher zu der Annahme führten, dass alle Pflanzen den freien Stickstoff assimiliren. Ferner ist schon hervorgehoben, dass zunächst Berthelot (1885) eine Stickstoffbereicherung des Bodens durch Mikroorganismen constatirte, und dass Winogradsky (1893) ein solches Stickstoffbacterium isolirte und näher kennen lernte.

Hellriegel und die meisten Forscher controlirten, wie schon Boussingault, die Stickstoffzunahme in der Ernte. Dabei wurde als Culturboden zumeist Sand, jedoch mit gleichem Erfolge auch Humusboden[3]) oder auch wässerige Nährlösung verwandt. Hellriegel gab den fast stickstofffreien Sand in 4—8 L. fassende Gläser und brachte die Culturen zur Erzielung einer günstigen Entwickelung bei günstigem Wetter in das Freie. Die völlige Sterilisirung des Bodens und dessen Begiessen mit sterilem Wasser genügte, die Knöllchenbildung zu verhindern, und ebenso kam in den mit einer Schicht von Quarzstücken und darauf mit Watte bedeckten Gefässen eine merkliche Stickstofffixirung durch Mikroorganismen nicht zu Wege. (Die Samen sterilisirt man vortheilhaft mit 1 proc. Formol.) Uebrigens erreichten Beyerinck, Prazmowski, Petermann, Nobbe (l. c.) u. a. durch die Anwendung besonderer Gefässe für die Aufnahme des Bodens oder durch anderweitige Einrichtungen, dass der Boden während der Versuchszeit gar keine Mikroorganismen beherbergte. Dass die Culturen, auch die der Leguminosen, aus der Luft nur eine sehr geringe Menge flüchtiger Stickstoffverbindungen gewinnen, geht aus den schon angedeuteten Versuchen Boussingault's hervor und wurde durch Hellriegel u. a. bestätigt.

Von Schlösing und Laurent wurde auch (1892) direct erwiesen, dass die Leguminosen den Stickstoff der umgebenden Luft entnehmen, deren Stickstoffgehalt durch andere Pflanzen nicht verändert wird. Diese und andere Erfahrungen deuten in keiner Weise auf eine stickstoffentbindende Thätigkeit, welche Frank[4]) neben der Stickstofffixirung in allen Pflanzen thätig sein lässt. Vielmehr wird nur durch gewisse Organismen Stickstoff in Freiheit gesetzt (§ 68 und Kap. IX) und dieses Gas wird von höheren Pflanzen auch dann nicht exhalirt, wenn sie in einer aus Sauerstoff und Wasserstoff bestehenden Atmosphäre vegetiren.

1) Compt. rend. 1855, Bd. 41, p. 757.

2) Eine Aufzählung d. zahlreichen bis 1894 erschienenen Arbeiten gab Mac Dougal in Minnesota Botanic. Studies 1894, Heft 9, p. 186.

3) Ueber d. Einfluss des Erhitzens auf das Aufschliessen des Bodens vgl. Hellriegel, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1889, p. 131; Richter, Versuchsstat. 1896, Bd. 47, p. 269.

4) Frank, Bericht d. Bot. Ges. 1886, p. 293, 380.

§ 70. Nährwerth verschiedener Stickstoffverbindungen.

In § 68 wurde schon hervorgehoben, dass die Pflanzen, welche auf Stickstoffverbindungen angewiesen sind, specifisch verschiedene Ansprüche stellen. Während die meisten Phanerogamen, überhaupt viele Pflanzen am besten mit Nitraten gedeihen, sind für gewisse Pflanzen Ammoniaksalze die bessere Nahrung und besonders unter den heterotrophen Pflanzen fehlt es nicht an Organismen, die, wie das Thier, auf Pepton oder Eiweissstoffe angewiesen sind oder die doch mit solcher Stickstoffnahrung oder auch mit Amiden u. s. w. am besten fortkommen.

Auf Grund solcher Eigenschaften lassen sich neben den stickstofffixirenden Pflanzen ganz im allgemeinen 1) Nitrat- und Ammoniakorganismen, 2) Amidorganismen, 3) Peptonorganismen unterscheiden[1]. Wenn man aber nicht allein, wie es hier der Fall ist, das Stickstoffbedürfniss, sondern die Gesammternährung berücksichtigt, so ist ferner zu beachten, dass manche Pflanzen durch alleinige Verarbeitung von Proteinstoffen oder Amiden ihr Gesammtbedürfniss befriedigen, während andere auf die gleichzeitige Ausnutzung einer anderweitigen Kohlenstoffverbindung angewiesen sind (§ 66). Jedenfalls können und sollen mit der obigen Rubricirung keine scharfen Grenzen gezogen sein. Denn neben Pflanzen mit beschränkter Befähigung giebt es auch solche, die mit den verschiedensten Stickstoffverbindungen zufrieden sind oder doch nur insofern einer der genannten Gruppen zugetheilt werden können, als z. B. Pepton oder in anderen Fällen Nitrat die überlegene Stickstoffnahrung ist. Aus den schon anderweitig erörterten Gründen (§ 66) ist es auch wohl zu verstehen, dass Proteinstoffe, die stets nothwendig sind, nicht immer eine gute Stickstoffnahrung für diejenigen Organismen abgeben, welche nun einmal vermöge ihrer normalen Lebensweise darauf angewiesen sind, die Eiweissstoffe, unter Ausnutzung anorganischer Stickstoffverbindungen aufzubauen. Hörten wir doch auch, dass Clostridium Pasteurianum nicht fortkommt, wenn ihm mit Entziehung des freien Stickstoffs die Ausübung der üblichen Assimilationsthätigkeit unmöglich gemacht ist.

Welche Ursachen es mit sich bringen, dass eine dargebotene Stickstoffverbindung eine gute oder schlechte Nahrung abgiebt, wird nicht durch den Enderfolg angezeigt. Jedenfalls sind aber, so gut wie in Bezug auf die Kohlenstoffverbindungen (§ 66), in erster Linie die specifischen Eigenheiten des Organismus maassgebend. Daneben greifen natürlich noch andere Momente, darunter die Aufnahmefähigkeit mehr oder weniger entscheidend ein. So sind z. B. ungelöste Proteinstoffe nur den Pflanzen zugänglich, welche peptonisirende Enzyme ausscheiden. Es ist desshalb begreiflich, dass u. a. für die nicht peptonisirende Hefe Eiweissstoffe erst dann eine gute Stickstoffquelle abgeben, wenn dieselben durch eine Zugabe von Pepsin in Pepton übergeführt werden[2]. Schon die verhältnissmässig schwierige Aufnahme wird dahin wirken, dass das dargebotene

---

1) Beyerinck, Bot. Ztg. 1890, p. 731 Anmerk.
2) Nägeli, Bot. Mitthlg. 1891, Bd. III, p. 419.

Pepton nur schlecht die Phanerogamen ernährt, die durch die Aussnutzung der Reservestoffe erweisen, dass die Proteinstoffe, wenigstens für bestimmte Entwickelungsphasen, eine ausgezeichnete Stickstoffnahrung sind. Es ist aber in unseren Fragen, wie in jedem anderen Falle nicht zu vergessen, dass Thätigkeit und Gedeihen in mannigfacher Weise durch die äusseren Verhältnissse modificirt werden. So ist bekannt, dass der Nährwerth einer Stickstoffverbindung durch die Combination mit verschiedenen Kohlenstoffverbindungen verschoben werden kann und dass für einzelne facultative Anaerobe Pepton nur bei Mangel von Sauerstoff nothwendig ist[1]).

Wenn einer Pflanze gleichzeitig zwei oder einige Stickstoffverbindungen zur Verfügung stehen, kommt offenbar Deckung oder gegenseitige Unterstützung in analoger Weise zu Stande, wie bei Kohlenstoffverbindungen (§ 66, 67). Erwähnt wurde schon, dass in den Leguminosen die Assimilation des freien Stickstoffs durch die reichliche Zufuhr von Nitraten deprimirt wird. Andererseits ist nach eigenen Untersuchungen bei Penicillium glaucum und Aspergillus niger eine gegenseitige Deckung von Ammoniak und Salpetersäure nicht üblich und Ammoniak wird nicht durch Pepton geschützt. Auch bei Phanerogamen wird anscheinend immer Ammoniak mit in den Umsatz gerissen, auch wenn Nitrate reichlich zur Verfügung stehen.

Unter normalen Verhältnissen beziehen die Pflanzen die nöthigen Stickstoffverbindungen wesentlich aus dem Boden, resp. aus dem umgebenden Wasser. Die geringe Stickstoffzunahme in Pflanzen, die gegen Regen geschützt sind, lehrt unmittelbar, dass selbst dann, wenn die Bodenabsorption vermittelnd mitwirkt (§ 68), die flüchtigen Stickstoffverbindungen der Luft nur in geringer Menge den Pflanzen, auch den Leguminosen (§ 69) zu gute kommen. Doch vermögen die Pflanzen direct etwas Ammoniak aus der Luft zu entnehmen, wie sich aus den Versuchen von Sachs[2]), Ad. Mayer[3]), Schlösing[4]) u. s. w. ergiebt. Auf diesem Wege dürften in der Natur diejenigen Pflanzen einen nennenswerthen Gewinn erzielen, welche in einer Luft erwachsen, die (wie an Miststätten) reicher an flüchtigen Stickstoffverbindungen ist.

Phanerogamen. Wie zuerst durch Boussingault[5]) festgestellt und fernerhin, namentlich mit Hilfe der Wasserculturmethode vielfach bestätigt wurde[6]), sind Nitrate für die meisten Phanerogamen, auch für die Leguminosen, die beste Stickstoffquelle. Doch scheint nach Kellner[7]) der Klebreis, wenigstens in der Jugend, besser mit Ammonsalzen zu gedeihen und vielleicht wird eine solche Bevorzugung der Ammonsalze noch häufiger gefunden, wenn speciell

1) Für Hefe vgl. Chudiakow, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 460.

2) Sachs, Jahresb. d. Agriculturch. 1860—61, p. 78.

3) Ad. Mayer, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 329.

4) Schlösing, Compt. rend. 1874, Bd. 74, p. 700. Ferner Altvater, Landwirth Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 621.

5) Boussingault, Agronom., Chim. agricol. etc. 1860, Bd. I, p. 154. Auch Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV. sér., Bd. 4, p. 32, u. 1857, IV. sér., Bd. 6, p. 1.

6) Z. B. Rautenberg u. Kühn, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 355; Lucanus, ibid. 1865, Bd. 7, p. 364. Ausserdem erhielten Hampe, Hosaeus, Birner, Lucanus u. A. ein gleiches Resultat. Aus jüngster Zeit vgl. Pitsch, Versuchsstationen 1895, Bd. 46, p. 359.

7) Kellner, Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 18.

solche Pflanzen in den Kreis der Untersuchung gezogen werden, die in Bodenarten wachsen (Sumpfboden u. s. w.), in welchen die Nitrification nicht oder nur unvollkommen ausgeführt wird. Diese Nitrification wird in durchlüftetem Boden durch Mikroorganismen besorgt, die durch ihr continuirliches Wirken dafür sorgen, dass fortwährend Salpetersäure in ökonomischer Weise zur Verfügung steht[1]. Ebenso wird die im Boden nicht absorbirte Salpetersäure in Fluss- und Quellwasser gefunden und für die in einem solchen Wasser lebenden Phanerogamen und Algen[2]) scheinen der Regel nach ebenfalls die Nitrate die bessere Stickstoffquelle abzugeben. Nach diesen Erfahrungen vermögen also offenbar Phanerogamen, Algen u. s. w. die Salpetersäure nicht durch Oxydation von Ammoniak oder in anderer Weise zu bilden. In Uebereinstimmung hiermit kommt eine Speicherung von Nitraten (§ 16), zu welcher manche Pflanzen im hohen Grade befähigt sind, nur dann zu Stande, wenn Salpetersäure von Aussen aufgenommen wird[3]).

Die Phanerogamen (ebenso die Algen) vermögen auch verschiedene organische Verbindungen, wie Harnstoff, Glycocoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure, Acetamid, Propylamin mehr oder minder gut als Stickstoffquelle zu benutzen[4]), gedeihen jedoch bei Darbietung dieser Körper nicht so gut wie mit Salpetersäure. Mit dem Fortkommen, das anscheinend auch ohne Mithilfe von Mikroorganismen erreicht wird, ist zugleich erwiesen, dass diese Stoffe aufgenommen und verarbeitet werden, wobei nach Wagner (1869) die Hippursäure in Glycocoll und in die nicht benutzte Benzoesäure zerfällt. Sollte es gelingen, die Bildungsstätte dieses oder eines anderen Spaltungsproductes näher zu präcisiren, so würde dadurch unter Umständen auch der Bildungsort der Proteinstoffe gekennzeichnet sein. Bei den hier behandelten Pflanzen ist es aber offenbar in der Natur nicht auf die Gewinnung organischer Stickstoffverbindungen abgesehen. Doch sind speciell die fleischfressenden Phanerogamen (§ 65) auf die Erwerbung von Pepton eingerichtet und einige antagonistische und mutualistische Symbionten scheinen auf den Bezug von organischen Stickstoffverbindungen angewiesen zu sein (§ 64).

Pilze, Bacterien u. s. w. Von den heterotrophen Pflanzen kann das stickstofffixirende Clostridium Pasteurianum mit organischen Stickstoffverbindungen nicht befriedigt werden (§ 69), und viele der gewöhnlichen Schimmelpilze, sowie eine ganze Anzahl von Bacterien gedeihen ganz gut mit Ammoniumnitrat. Dabei ist für manche das Nitrat, für andere das Ammoniak die

---

1) Vgl. § 68. Ueber Mykorhiza u. Waldboden vgl. § 65. Ueber die organischen Stickstoffverbindungen im Boden Berthelot, Compt. rend. 1891, Bd. 112, p. 189, 195.

2) Kossowitsch, Bot. Ztg. 1894, p. 109.

3) Molisch, Sitzungsb. der Wien. Akad. 1887, Bd. 95, p. 221; Frank, Bericht der Bot. Gesellsch. 1887, p. 472; Schimper, Bot. Ztg. 1888, p. 121; Serno, Landwirthsch Jahrb. 1889, Bd. 18, p. 876; E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1896, Bd. 22, p. 82, u. die an diesen Stellen cit. Lit. Gleiches fand für Schimmelpilze Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 371.

4) Diese Versuche sind angestellt mit Hilfe der Wasserculturmethode von Hampe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 308; 1866, Bd. 8, p. 255; 1867, Bd. 9, p. 49; 1868, Bd. 10, p. 180; Knop u. Wolf, ibid. 1865, Bd. 7, p. 463, u. Chem. Centralbl. 1866, p. 744; Birner und Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 128; Beyer, ibid. Bd. 9, p. 480, Bd. 11, p. 270 W. Wolff, ibid. Bd. 10, p. 13; P. Wagner, ibid. Bd. 11, p. 292, Bd. 13, p. 69; Bente, Bot. Jahresb. 1874, p. 838; Baeseler, Versuchsstat. 1886, Bd. 33, p. 230; Hansteen, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1896, p. 362. Auf Sandboden operirten: Johnson, Versuchsst. 1866, Bd. 8, p. 235; Ville, Compt. rend. Bd. 65, p. 32; Cameron, Jahresb. d. Agriculturchemie 1861—62, p. 145.

bessere Stickstoffnahrung[1]. Letzteres scheint zumeist bei denjenigen Organismen zuzutreffen, die auch bei partiellem oder totalem Sauerstoffmangel, also in Medien leben, in welchen Nitrat nicht gebildet wird. Im Einklang hiermit kommen einige Hefearten[2] und gewisse Bacterien[3] noch mit Ammonsalz, aber nicht mit Nitrat fort, das aber einzelne streng anaerobe Bacterien auszunutzen verstehen.

Die meisten Pilze (auch die gewöhnlichen Schimmelpilze) und Bacterien, die mit Ammoinnitrat als Stickstoffquelle fortkommen, gedeihen aber besser und oft sehr vel besser mit Pepton, Amiden und anderen organischen Stickstoffverbindungen. Auf diese sind überhaupt viele dieser Organismen angewiesen, und zwar kommen manche nur mit Pepton gut fort, während für andere Amide oder andere Verbindungen eine mehr oder minder gute Stickstoffquelle abgeben. Doch ist Pepton zwar oft, aber nicht immer die beste Stickstoffnahrung. So ist z. B. Bacillus perlibratus[4] weit besser mit Asparagin versorgt. Ebenso verhalten sich Rhizopus oryzae und Chlamydomucor oryzae[5], für die ausserdem Harnstoff eine optimale Stickstoffnahrung abgiebt. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Für die verschiedenen Hefarten vgl. die schon citirten Schriften, sowie Beyerinck Centralbl. f. Bact. 1892, Bd. 11, p. 68 u. 1894, Bd. 16, p. 57. Ueber Bacterien vgl. z. B. Beyerinck, Aliment photogène 1891, p. 19, 51 (Separat aus Archiv. Néerland. Bd. 24), Bot. Ztg. 1891, p. 740, sowie die übrigen hier und in § 66 citirten Arbeiten. — Ueber andere Pilze sind die oben citirten Schriften von Nägeli, Laurent u. s. w. nachzusehen, ferner für den Soorpilz Linossier, Centralbl. f. Bact. 1892, Bd. 3, p. 162.

Chemische Constitution und Nährwerth. Nach den oben mitgetheilten und anderweitigen Erfahrungen können sehr verschieden constituirte Stickstoffverbindungen einem grösseren Kreise von Organismen oder nur bestimmten Organismen als Stickstoffnahrung dienen. Ueberhaupt lassen sich die allgemeinen Erörterungen über den Nährwerth der Kohlenstoffverbindungen (§ 66) ohne weiteres auf die Stickstoffverbindungen übertragen. Auch diese können bei sehr ähnlicher chemischer Constitution von sehr ungleichem physiologischen Werthe sein, und ohne Frage wird z. B. ein näheres Studium des Nährwerths verschiedener Proteinstoffe zahlreiche specifische Differenzen aufdecken. Mit Rücksicht auf die specifischen Eigenheiten der Organismen muss man sich auch hier hüten, einzelne Erfahrungen zu generalisiren. So hat sich auch Nägeli's[6] Annahme, der direct an C gebundene Stickstoff sei nicht assimilirbar, als irrig erwiesen. Denn gewisse Pilze gedeihen mit Nitrilen[7] oder können (nach eigenen Erfahrungen) aus Amygdalin oder selbst aus Cyankalium ihr Stickstoffbedürfniss decken, und

1) Näheres bei Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 368. Vgl. ausserdem Nägeli, Bot. Mitthlg. 1881, Bd. 3, p. 399; Fitz, Bericht d. chem. Ges. 1876; p. 1540; Raulin, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 11, p. 226 u. s. w.

2) Ad. Mayer, Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 69 u. Gährungschem. 1895, IV. Aufl., p. 128; Nägeli, Bot. Mitthlg. 1881, Bd. 3, p. 399; Laurent, l. c., sowie die anderen cit. Schriften.

3) Dahin gehören auch die Nitrobacterien § 23. Vgl. ausserdem z. B. Fermi, Centralblatt f. Bacteriol. 1891, Bd. 10, p. 405; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 52.

4) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 14, p. 834.

5) Went u. Prinsen Geerligs, Beobacht. über die Hefearten d. Arrakfabricat 1895, p. 21.

6) Nägeli, l. c., p. 398.

7) Reinke, Unters. a. d. Bot. Labor. z. Göttingen 1888, III, p. 37.

nach Treub[1]) wird im Stoffwechsel von Pangium edule Blausäure gebildet und verarbeitet. Auch der freie Stickstoff wird von einzelnen Organismen nutzbar gemacht und die salpetrige Säure, die zur Ernährung von Phanerogamen und Schimmelpilzen ungeeignet befunden wurde[2]), wird von den Nitritbacterien verarbeitet und auch zur Deckung des Stickstoffbedürfnisses benutzt. Ferner ist keineswegs unmöglich, dass Stickoxydul von irgend einem Organismus assimilirt wird[3]).

Nach Knop und Wolf[4]) werden von Phanerogamen nicht assimilirt: Nitrobenzoesäure, Amidobenzoesäure, Thiosinamin, Morphin, Chinin, Cinchonin, Coffein, Ferrocyankalium, Ferridcyankalium. Freilich ist in diesen Studien die Giftwirkung nicht genügend beachtet, doch scheinen die genannten Körper auch für die Ernährung der gewöhnlichen Schimmelpilze nicht oder nur wenig geeignet. Uebrigens vermögen Coffein und manche Alkaloide gewisse Pilze oder Bacterien mässig zu ernähren.

§ 71. Art und Weise der Stickstoffassimilation.

Aus dem Gedeihen und der Stoffzunahme ergiebt sich unmittelbar, dass höhere und niedere Pflanzen, unter Ausnutzung einfacher Stickstoffverbindungen, in ausgedehntem Maasse Proteinstoffe aufbauen, sowie zahlreiche andere organische Stickstoffverbindungen bilden, von denen Amide zuweilen reichlicher vorhanden sind als Proteinstoffe (§ 79 bis 81). Wie aber in der Pflanze dieses Ziel erreicht wird, das ist eines der vielen unaufgeklärten Probleme des Stoffwechsels, das natürlich nicht durch die einfache Kenntniss des Ausgangsmaterials und der Endproducte erhellt wird.

Sicherlich handelt es sich aber auch in diesem Stoffwechselprocess um verwickelte und mannigfache Operationen und man ist berechtigt, einfachere organische Stickstoffverbindungen als Zwischenstufen auf dem Wege zur Eiweissbildung dann anzusprechen, wenn jene synthetisch formirt und fernerhin zur Erzeugung von Proteinstoffen verwandt werden. In diesem Sinne functioniren offenbar in höheren Pflanzen Asparagin und andere Amide[5]), die ausserdem, und oft in Menge, durch Zertrümmerung von Proteinstoffen entstehen und wiederum zu Eiweisskörpern regenerirt werden (§ 80, 81). Immerhin ist dieser Erfahrung in principieller Hinsicht nicht mehr zu entnehmen, als der Thatsache, dass viele Pilze es verstehen, die Eiweisskörper sowohl aus Salpetersäure oder

1) Treub, Annal. d. Jardin Bot. d. Buitenzorg 1895, XIII, p. 1.

2) Birner u. Lucanus, Versuchsstation. 1866, Bd. 8, p. 128 für Phanerogamen; Raulin, l. c., p. 229 für Pilze. Ueber die Giftwirkung von Nitrit vgl. Molisch 1877, l. c., p. 234. Ueber Nitritbildung siehe § 102.

3) Die positiven Angaben von Lamartina (Chem. Centralbl. 1881, p. 649) sind nicht genügend begründet.

4) Knop u. Wolf, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 308. Vgl. auch Bot. Centralblatt 1883, Bd. 16, p. 113.

5) Lit. Kellner, Landwirth. Jahrb. 1879, Suppl. Bd. 8, p. 243; Emmerling, Versuchsstat. 1880, Bd. 24, p. 113, u. 1887, Bd. 34, p. 73; Hornberger, Versuchsstat. 1885, Bd. 31, p. 415; Serno, Landw. Jahrb. 1889, Bd. 18, p. 905; E. Schulze, ebenda 1888, Bd. 17, p. 704.

Ammoniak, als aus Amiden u. s. w. aufzubauen. In der That dürfte gerade das Studium der Pilze dazu berufen sein, Einblicke in die Eiweisssynthese anzubahnen, da diese Organismen es gestatten, das Nährmaterial und die Versuchsbedingungen in mannigfachster Weise zu modificiren. Zudem dürfen wir die obligaten Amid- und Peptonpilze als Organismen ansehen, denen die Fähigkeit abgeht, Amide oder Proteinstoffe synthetisch zu bilden. Vielleicht gelingt es aber auch, diese Fähigkeit in einem Penicillium u. s. w. zu sistiren oder durch andere Versuchsbedingungen die letzten Phasen der Eiweisssynthese unmöglich zu machen und auf solche Weise wichtige Materialien für die Beurtheilung unserer Frage zu gewinnen.

Durch die Pilze wird man aber zugleich daran erinnert, dass die einzelne Thatsache nur mit Vorsicht und Umsicht interpretirt werden darf. Denn wenn man allein auf die ebenfalls mögliche Stickstoffversorgung mit Nitrilen bauen wollte, so würde man die Stickstoffbindung in der Cyangruppe als eine nothwendige Stufe zur Eiweisssynthese ansprechen und auch für Phanerogamen könnte man diesen Schluss ziehen, wenn man allein von der Ausnutzung der Blausäure in Pangium edule[1]) ausginge.

Die Pflanzen können eben, wie es in sehr anschaulicher Weise die Ernährungsversuche mit Pilzen lehren, in mannigfachster Weise Atomverkettungen zerreissen und construiren (§ 66). Wenn ein Penicillium u. s. w. ebensowohl aus Methan-, als aus Benzolderivaten alle die zu seinem Leben und Aufbau nothwendigen Stoffe formirt, so kann es nicht Wunder nehmen, dass ein solcher Organismus auch sehr verschiedene Stickstoffverbindungen zur Erreichung seiner Ziele zu verwenden versteht. In Hinsicht auf so umfassende Fähigkeiten kann man aber nicht fordern, dass das Endziel immer auf demselben Wege erreicht wird. Demgemäss ist es auch nicht nothwendig, dass z. B. Amide als Zwischenstufen zur realen Entstehung kommen, da sehr wohl die im Eiweiss vorhandenen Atomgruppen gleichzeitig mit der Verkettung zum Eiweissmolecül auftreten könnten. Damit ist aber durchaus vereinbar, dass der stets regulatorisch arbeitende Organismus befähigt ist, unter anderen Verhältnissen reichlich Amide zu produciren und zur Bildung von Proteinstoffen zu verwenden. In gleicher Erwägung ist es nicht nöthig, dass für den im Eiweissmolecül enthaltenen Benzolkern ein Benzolderivat im Vorrath hergestellt wird, dass also gerade die in der Pflanze vorkommenden aromatischen Körper, wie Gerbsäure, Phloroglucin, Brenzcatechin u. s. w. für die Eiweisssynthese unentbehrlich sind.

Diese und andere Erwägungen und Fragen werden überhaupt durch die so überaus mannigfaltige Stoffwechselthätigkeit gestellt. Durch Vermittelung dieser wird es aber natürlich möglich, dass, trotz der primären Differenzen, die weiteren Phasen einer Synthese oder überhaupt eines bestimmten Stoffumsatzes identisch verlaufen (p. 67, 77). Ist dieses, wie sicherlich sehr oft der Fall, so müssen doch in den vorbereitenden Schritten gewisse Differenzen und Besonderheiten bestehen, je nachdem die Eiweisssynthese von Ammoniak, von Salpetersäure[2]) oder von einem Nitrile auszugehen hat und je nachdem ein

1) Näheres Treub, Annal. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 13, p. 1.

2) Es ist natürlich nicht nöthig, dass Ammoniak zu Salpetersäure oxydirt und

Methan- oder Benzolderivat als Kohlenstoffquelle benutzt wird. Ganz unbekannt ist auch noch, welches erste Product bei der Assimilation des molecularen Stickstoffs erzeugt wird. Uebrigens ist der Stickstoffumsatz nicht allein auf die Synthese von Proteinstoffen berechnet, die ohnehin im Dienste des Lebens tiefgreifenden Zertrümmerungen unterworfen sind (Kap. VIII, IX). Im Zusammenhang mit diesen Zertrümmerungen kommen insbesondere dann, wenn die ganze Betriebsenergie durch Verarbeitung von Stickstoffverbindungen gewonnen wird, ansehnliche Stickstoffverluste durch Ausgabe von Stickstoffverbindungen, oder in einzelnen Fällen von freiem Stickstoff zu Stande.

Die Production von Kohlenhydraten im Chlorophyllapparat oder die synthetische Erzeugung von Asparagin in der Pflanze mag wiederum daran erinnern, dass auch bei guter Kenntniss der chemischen Constitution eines Körpers nicht schlechthin abzuleiten ist, wie dieser Körper in der Pflanze formirt wird. Das gilt erst recht für das sehr complicirte Molecül der Proteinstoffe, deren chemische Constitution noch nicht genügend aufgehellt ist (§ 11). Auf beliebige Speculationen haben wir keinen Grund einzugehen und so auch nicht auf die Ansicht von Loew[1]), nach welcher zunächst das hypothetische Asparaginsäurealdehyd und aus dessen Condensation das Eiweissmolecül entstehen soll.

Selbstverständlich müssen der Pflanze die nöthigen Aschenbestandtheile zur Verfügung stehen, von denen das Calcium für die Pilze entbehrlich und also nicht generell für die Synthese von Eiweissstoffen nothwendig ist (§ 74). Sofern es sich um die Assimilation von Nitraten oder Sulfaten handelt, wird in der Pflanze nöthigenfalls durch organische Säuren für die Bindung der Basen gesorgt. Doch wird Calciumoxalat durchaus nicht allein bei der Eiweisssynthese producirt (§ 86) und da wo solches zutrifft, kennzeichnet das ausgeschiedene Calciumoxalat nicht exact die Bildungsstätte der Proteinstoffe[2]). Uebrigens muss u. a. bei Verarbeitung von Chlorammonium umgekehrt für die Bindung der disponibel werdenden Säure gesorgt werden.

§ 72. Die Bildungsstätten der Proteinstoffe.

Da sich die Assimilation der Stickstoffverbindungen und die Synthese der Proteinstoffe in den Pilzen unabhängig von Licht und Chlorophyll vollzieht, so ist nicht zu bezweifeln, dass diese Processe auch in den chlorophyllführenden niederen und höheren Pflanzen auf chemosynthetischem Wege ausgeführt werden (vgl. § 68). Jedenfalls werden aber mit der höheren Differenzirung und Arbeitstheilung nicht alle Zellen und Organe in gleicher Weise bei der Assimilation von Stickstoffverbindung betheiligt sein, bei der in höheren Pflanzen die Blätter, überhaupt die chlorophyllführenden Organe eine Hauptrolle zu spielen scheinen. Doch

---

dass diese zu Ammoniak reducirt wird. Direct vermögen die höheren Pflanzen eine solche Reduction nicht auszuführen, sowie sie auch nicht Ammoniak zu Salpetersäure oxydiren.

1) Loew, Die chem. Kraftquelle im Protopl. 1882, p. 5 u. s. w. Vgl. ausserdem Ad. Mayer, Agriculturchem. 1895, IV. Aufl., p. 163.

2) Schimper, Bot. Ztg. 1888, p. 97, und Flora 1890, p. 231. — Ueber die muthmaasslichen Beziehungen des Calciumoxalates zu der Eiweissbildung vgl. Holzner, Flora 1867, p. 497; de Vries, Landwirth. Jahrb. 1881, Bd. 10, p. 77.

sind augenscheinlich z. B. auch die Wurzeln befähigt, Nitrate zu assimiliren, und nicht selten müssen Wurzeln aus zugeführten Amiden die nöthigen Proteinstoffe aufbauen. Ob wirklich einzelnen Zellen die Befähigung der Stickstoffassimilation so weit abhanden gekommen ist, dass dieselben, wie ein obligater Peptonorganismus, unbedingt auf die Zufuhr von Proteinstoffen (Peptonen) angewiesen sind, ist aus den vorliegenden Erfahrungen nicht zu ersehen. Diese lassen übrigens auch unentschieden, ob in den grünen Blättern vorwiegend Amide oder Proteinstoffe formirt werden.

Gänzlich unbekannt ist auch noch, in welcher Weise Zellkern[1]) und Cytoplasma bei der Stickstoffassimilation betheiligt sind und ob diese auch in dem Chloroplasten ausgeführt wird. Sollte letzteres zutreffen, so sind die Chloroplasten desshalb nicht als specielle Organe der Stickstoffassimilation anzusprechen, die sich ja auch in chlorophyllfreien Zellen vollzieht. Wenn zudem in den grünen Zellen gewisser Pflanzen, wie es kaum zu bezweifeln ist, die Stickstoffassimilation nach der Verdunkelung noch fortschreitet[2]), so ist damit gesagt, dass es sich in diesem Falle nicht um eine directe Mitwirkung des Lichtes handelt[3]). Allerdings scheint in gewissen Pflanzen die Eiweissproduction durch Beleuchtung begünstigt zu werden, doch folgt daraus nicht, dass in der Eiweisssynthese die Energie der Sonnenstrahlen als Betriebskraft benutzt wird. Vielmehr spricht alles dafür, dass die Stickstoffassimilation sowohl in den grünen, als in den chlorophyllfreien Zellen durch einen chemosynthetischen Process erreicht wird[4]). Desshalb kann aber sehr wohl die Verlegung der Stickstoffassimilation in die grünen Zellen aus verschiedenen Gründen und schon desshalb einen Vortheil gewähren, weil durch die sofortige Weiterverarbeitung eine benachtheiligende Anhäufung der Producte der Kohlensäureassimilation vermieden wird (§ 54, 55). Fehlen aber die Assimilate oder wird das Blatt durch dauernde Lichtentziehung pathologisch, so ist nicht zu verwundern, wenn nunmehr die Stickstoffassimilation erlischt (vgl. § 55 und für die Regeneration von Amiden § 80).

Für eine ausgiebige Assimilation der anorganischen Stickstoffverbindungen in den grünen Blättern sprechen die Erfahrungen von Sachs[5]), nach welchen Proteinstoffe aus den assimilirenden Blättern auswandern (Kap. X). Damit im Einklang steht, dass nach Schimper[6]) in dem assimilirenden Blatte, auch

1) Haberlandt (Function und Lage des Zellkerns 1887, p. 116) nimmt ohne zureichenden Grund eine besondere Thätigkeit des Zellkerns an. Vgl. § 9.

2) Vgl. Kosutany, Versuchsstat. 1896, Bd. 48, p. 13.

3) Vgl. § 80. Die inzwischen erschienenen Arbeiten v. Laurent, Bullet. d. l'Acad. royal. d. Belgique 1896, III. sér., Bd. 32, p. 815, u. Godlewski, Anzeiger d. Akadem. d. Wissensch. z. Krakau 1897, p. 104, weisen zwar in bestimmterer Weise nach, dass in gewissen Pflanzen das Licht und zwar bestimmte Lichtstrahlen die Eiweisssynthese fördern, lassen aber unentschieden, ob dabei das Licht nur als formale Bedingung oder als Betriebskraft wirkt. Andererseits lehren die Experimente von Hansteen (Bericht d. Bot. Gesellsch. 1896, p. 362), dass Lemna Proteinstoffe auch ohne Mithilfe des Lichtes bildet.

4) Es ist nicht einzusehen, warum Schimper (Flora 1859, p. 256) (vgl. auch Chrapowicki, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 352) meint, die Erfahrungen an Pilzen seien nicht bei der Interpretation der Vorgänge in Phanerogamen zu verwenden.

5) Sachs, Flora 1862, p. 298, u. Bot. Ztg. 1862, p. 372.

6) Schimper, Bot. Ztg. 1888, p. 130. Aus der einfachen Vertheilung und Anhäufung der Nitrate ist natürlich nichts zu entnehmen. Vgl. Schimper, p. 120, und die in diesem Buche p. 397 cit. Lit.

in dem isolirten, ein Schwinden der Nitrate nachzuweisen ist. Gleichzeitig soll nach Chrapowicki[1]) eine Vermehrung von Eiweissstoffen eintreten und auch die p. 399 genannten Studien von Emmerling u. s. w. sind mit einer bevorzugten Production von Amiden in den Blättern gut vereinbar. Ferner lässt sich nach Schimper[2]) das Auftreten von Calciumoxalat zu Gunsten der Eiweissproduction in dem Blatte deuten. Inwieweit Salpetersäure auch in anderen Organen verarbeitet wird, ist noch nicht kritisch untersucht worden, doch scheint ein von Müller-Thurgau[3]) angestellter Versuch eine Assimilation der Nitrate in der Wurzel anzuzeigen. In dieser, wie in anderen Organen werden aber ohne Frage Proteinstoffe aus den zuwandernden Amiden gebildet (§ 80). Ob die Eiweissbildung gerade in den Siebröhren, wie A. Fischer[4]) vermuthet, in hervorragendem Maasse stattfindet, ist noch nicht erwiesen.

Abschnitt V.

Die Aschenbestandteile der Pflanze.

§ 73. Die nothwendigen Elementarstoffe.

Ausser Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff bedarf die Pflanze eine Anzahl derjenigen Elementarstoffe, welche beim Verbrennen in der Asche zurückbleiben (§ 50). Die Gesammtmenge dieser Aschenbestandtheile beträgt etwa 1,5—5 Proc. der Trockensubstanz, also ungefähr soviel als der Stickstoffgehalt (§ 68), wenn nur das Nothwendige aufgenommen ist, übersteigt aber zuweilen 10, vereinzelt sogar 30 Proc.[5]), weil die Pflanze häufig mehr als nöthig erwirbt und dazu nicht selten ein grösseres Quantum von entbehrlichen Aschenbestandtheilen in sich ansammelt (§ 22). Demgemäss vermag nur das Experiment zu entscheiden, ob ein Bestandtheil der Asche nothwendig oder entbehrlich ist. Wenn letzteres zutrifft, wird die Pflanze auch bei Ausschluss dieses Stoffes fortkommen, während sie sich nicht entwickelt, sobald auch nur einer der nothwendigen Elementarstoffe mangelt, der natürlich nicht bei isolirter Darbietung, sondern nur in Verband mit allem Nothwendigen die Entwickelung ermöglicht.

Nach den mit Hilfe dieser Differenzmethode angestellten Studien sind für alle Pflanzen nothwendig die Elemente K, Mg, P, S und Fe. Die von Molisch[6])

---

1) Chrapowicki, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 352.
2) Schimper, l. c., p. 89; Flora 1890, p. 257.
3) Müller-Thurgau, Bot. Jahresb. 1880, I, p. 319.
4) A. Fischer, Bericht d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1885, p. 280.
5) Eine ausführliche Zusammenstellung v. Aschenanalysen bei E. Wolff, Aschenanalysen 1871 u. 1880. — Kleinere Zusammenstellungen ausserdem z. B. bei Ebermayer, Physiol. Chemie 1882, p. 727; Ad. Mayer, Agriculturchem. 1895, IV. Aufl., p. 307. Einige Beispiele in § 22.
6) Molisch, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60. p. 167; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1894, Bd. 103, Abth. I, p. 566.

und von Benecke[1]) geprüften Pilze kommen mit diesen Aschenbestandtheilen vollständig aus, während die höheren Pflanzen ohne eine reichliche Zufuhr von Calcium nicht gedeihen. Dasselbe gilt nach Molisch auch für viele Algen (Spirogyra, Vaucheria u. s. w.), während andere (Microthamnion, Stichococcus u. s. w.) Ca nicht bedürfen[2]).

Jedenfalls stellen also nicht alle Pflanzen dieselben Ansprüche und so ist es wohl möglich, dass ein kritisches Studium der niedersten Organismen noch weitere Besonderheiten aufdecken wird. Ohnehin scheint nach Benecke (l. c. 1895 und 1896) bei Pilzen das K durch Rb (vielleicht auch durch Cs)[3]) vertretbar zu sein, während nach Molisch (l. c. 1895 und 1896) eine solche Substitution bei Algen nicht zulässig ist[4]). Uebereinstimmend haben aber alle Versuche, auch die mit Pilzen ergeben, dass das K nicht durch Li und Na[5]) ersetzbar ist. Es ist aber in hohem Grade beachtenswerth, dass das allgemein verbreitete und reichlich in die Pflanze gezogene Na im Stoffwechsel nicht eine Verwendung fand, durch die es zu einem unentbehrlichen Nährstoffe wurde. Da aber in den höheren Thieren Na neben Ka nothwendig zu sein scheint[6]), so muss die Möglichkeit in das Auge gefasst werden, dass gleiches bei irgend einer Pflanze zutrifft, obgleich sich Na für alle bisher geprüften Salzpflanzen (Meeresalgen sind noch nicht ohne NaCl erzogen) als entbehrlich erwies. Das gleiche Resultat wurde für Si erhalten, bezüglich dessen es aber ebenfalls dahingestellt bleiben muss, ob nicht bei bestimmten Pflanzen (z. B. Diatomeen) durch die Aufhebung der Functionen, welche mit der normalen Benutzung des Si verknüpft sind, eine Benachtheiligung oder ein Stillstand des Wachsens und Gedeihens herbeigeführt wird. Ebenso wie Na und Si bedarf die Pflanze auch nicht Al und Zn, welche sie oft reichlich speichert. Unter allen anderen Elementen ist es nur für Cl fraglich, ob es in gewissen Fällen nothwendig ist.

Falls wirklich bei Pilzen das Rb an die Stelle von K treten kann, ist dieses der einzige bekannte Fall für eine totale gegenseitige Vertretung zweier Elemente. Denn die auf die Untersuchung von Loew gestützte Annahme von Nägeli[7]), nach der sich bei Pilzen Mg, Ca, Sr und Ba wechselseitig vertreten, wurde durch Molisch (l. c.) und Benecke (l. c.) widerlegt und es ist sogar verhältnissmässig leicht zu zeigen, dass die Pilze Mg unbedingt, Ca aber nicht

---

1) Benecke, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 195; Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 487; Bot. Ztg. 1896, p. 97. Vgl. ferner § 74.

2) Molisch, Sitzungsb. der Wien. Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 799, und 1896, Bd. 105, Abth. I, p. 633.

3) Nach Winogradsky (Bot. Centralblatt 1884, Bd. 20, p. 167) kann bei Mycoderma vini Ka durch Rb, nicht aber durch Cs vertreten werden. Nägeli (Bot. Mitthlg. 1881, Bd. 3, p. 460) ist für Vertretung des Ka durch Cs und Rb eingetreten, doch können die zu Grunde liegenden Versuche nicht als genügend angesehen werden. Nach Wehmer, (Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze 1895, II, p. 107) sollen freilich die Pilze bei Gegenwart von Na ohne Ka, jedoch langsamer wachsen.

4) Die hauptsächliche Lit. ist in § 74 angegeben.

5) Molisch u. Benecke, l. c. — Wehmer's Erörterungen (Beitr. z. Kenntniss einheimischer Pilze 1895, II, p. 107) sind nicht geeignet, das Gegentheil zu erweisen.

6) Bunge, Physiol. Chemie 1894, III. Aufl., p. 107.

7) Nägeli, Bot. Mitthlg. 1881, Bd. 3, p. 458; Benecke, l. c., zeigte auch, dass Mg nicht durch Beryllium u. die anderen Metalle der Zinkgruppe ersetzt werden kann.

bedürfen. Jedoch ist das Vorkommen von Substitutionen bei anderen Organismen nicht ausgeschlossen. Denn man kann nicht einmal als absolut unmöglich erklären, dass unter ganz anderen Verhältnissen, vielleicht auf anderen Weltenkörpern Gebilde mit dem Hauptcharakter des Lebendigen existiren, in welchen die Rolle des C vom Si übernommen ist.

Bei der so überaus mannigfachen Ausbildung specifischer Eigenheiten muss man mit der Verallgemeinerung der an einer beschränkten Zahl von Organismen gewonnenen Erfahrungen um so vorsichtiger sein, als man aus der Verwendung im Lebensgetriebe schlechterdings nicht abzuleiten vermag, dass z. B. gerade K, nicht aber Ca unter allen Umständen unentbehrlich ist oder dass Mg nicht durch ein anderes Element ersetzt werden kann. Jedenfalls ist aber Ca für die normale Abwickelung des Lebensgetriebes, auch das gewisser chlorophyllführender Pflanzen nicht generell nothwendig. Es wird also fernerhin zu entscheiden sein, ob in diesen Organismen Mg oder K die Rolle des Ca vertreten oder ob bei den höheren Pflanzen neue Functionen hinzukamen, bezw. vorhandene so ausgestaltet wurden, dass ohne Calcium die Continuität des Betriebes nicht mehr möglich ist. Aus der allgemeinen Unentbehrlichkeit des Eisens lässt sich ferner entnehmen, dass dieses Element nicht allein in der Chlorophyllbildung eine Rolle spielt.

Von jedem nothwendigen Elemente ist für eine volle Entwickelung eine gewisse minimale Menge unerlässlich, indess wird da, wo Gelegenheit geboten ist, oft weit mehr in die Pflanze gerissen. Mit solcher Luxusconsumption ist angezeigt, dass der fragliche Stoff über den nothwendigen Bedarf hinaus in Bindungen und Functionen Verwendung findet, die zum guten Theil auch ohne seine Gegenwart fortbestehen. In der That ist es wohl zu verstehen, dass es z. B., so weit es nur auf die Bindung von producirter organischer Säure ankommt, ganz oder theilweise gleichgiltig ist, ob K oder Na oder, vielleicht ob Ca oder Mg zur Neutralisation dienen, gleichviel ob es sich um die einfache Unschädlichmachung der Säure, um die Gewinnung von osmotisch wirkenden Salzen oder um andere Ziele und Zwecke handelt. Im Bereiche dieser und gewisser anderer Partialfunctionen wird ohne Frage öfters das für eine bestimmte Function unentbehrliche Element durch einen anderen Stoff, gelegentlich vielleicht sogar durch eine Kohlenstoffverbindung vertreten. In solchem Sinne werden also auch entbehrliche Stoffe für die Pflanze nutzbar gemacht.

Auf eine solche Vertretung deutet schon die ungleiche Zusammensetzung der Asche in den auf verschiedenem Nährboden erwachsenen Pflanzen hin (Bspl. § 22). Klarer tritt der Erfolg in den mit Rücksicht auf unser Thema angestellten Versuchen hervor, die z. B. O. Wolff[1]) so ausführte, dass die wässerige Nährlösung bei sonst unveränderter Zusammensetzung in dem Salzgemenge entweder 42,83 Proc. K_2O und 7,03 Proc. Na_2O oder 11,65 Proc. K_2O und 33,61 Proc. Na_2O enthielt. Im ersteren Falle wurden in der Asche der geernteten Haferpflanze 50,28 Proc. K_2O und 7,03 Na_2O, im zweiten Falle 30,69 K_2O und 22,04 Na_2O gefunden. Ein analoges Resultat lieferten die Versuche, in welchen Mg partiell durch Ca vertreten war. Auch ist nach ander-

1) O. Wolff, Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 370; Pellet, Annal. d. Chim. et d. Phys. 1879, V. sér., Bd. 17, p. 145 u. s. w.

weitigen Erfahrungen[1]) eine begrenzte Substitution des Ca durch Sr möglich. Je nach Umständen ist natürlich die Natur der neutralisirenden Basis nicht gleichgiltig. So wird, um an sehr einfache Verhältnisse zu erinnern, nur durch Ca eine Ausscheidung des entstehenden Oxalates herbeigeführt und bei Neutralisation mit Alkalien wird eine höhere osmotische Leistung erreicht, als bei Neutralisation mit alkalischen Erden (§ 24). Dass es in gewissen Fällen nur auf die Bindung der producirten Säure ankommt, lehren in sehr anschaulicher Weise die Milchsäure- und die Buttersäuregährung, in welcher die Thätigkeit der bewirkenden Organismen schon durch eine geringe Anhäufung der freien Säure lahm gelegt wird (§ 103). Natürlich besteht nicht die einzige Aufgabe der Alkalien und alkalischen Erden in der Neutralisation von Säuren, eine Ansicht, zu der Liebig[2]) neigte, der desshalb eine weitgehende gegenseitige Vertretung der basischen Körper annahm. Ganz im Rechte war freilich auch nicht C. Sprengel[3]), der eine jede gegenseitige Vertretung der Aschenbestandtheile für unmöglich hielt.

Sofern auch nur einer der unentbehrlichen Stoffe mangelt, ist eine Entwickelung unmöglich, sowie auch die Uhr stille steht, wenn nur eines der zum Betriebe nothwendigen Rädchen fehlt. Natürlich gilt dieses ebenso für Fe, von welchem die Pflanze nur eine sehr geringe Menge bedarf, wie für Ka oder P, von denen eine ansehnlichere Quantität, jedoch viel weniger als von C nothwendig ist[4]). Mit steigender Zugabe des fehlenden Stoffes werden Wachsthum und Production, doch nicht gerade in einem proportionalen Verhältniss gesteigert[5]), wie schon in Bezug auf den Stickstoff hervorgehoben wurde (§ 68). Nach Erreichung des Optimums muss indess eine weitere Zugabe endlich eine Depression in der Entwickelung verursachen. Dieses wird durch ein Kaliumsalz erst bei höherer Concentration, durch ein Eisensalz in Folge der giftigen Wirkung schon durch eine verdünnte Lösung bewirkt. In einer solchen durch ein Optimum (Maximum) gehenden Curve findet überhaupt die Beziehung zwischen der Einwirkung der Aussenwelt und den physiologischen Erfolgen der Regel nach ihren Ausdruck. Aus diesen Beziehungen ergiebt sich als nothwendige Consequenz das sog. Gesetz des Minimums[6]), das nicht nur für die Aschenbestandtheile, sondern in gleichsinniger Weise für die organische Nahrung, für Lichtwirkungen, überhaupt für alle Vorgänge gilt, in denen eine Action mit Zunahme der mechanischen oder auslösenden Wirkung von einem Schwellenwerthe ab bis zu einem Optimum gesteigert wird.

Bei der verwickelten Verkettung und Correlation des Gesammtgetriebes ist von vornherein zu erwarten, dass die optimale Stoffmenge eine in gewissen Grenzen variable Grösse ist. Dem entsprechen auch die empirischen Erfah-

---

1) Hasselhof, Landwirth. Jahrb. 1893, Bd. 22, d. 851; Molisch, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 68, p. 146 (für Algen).

2) Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. s. w. 1840, p. 87. Ebenso Mulder, Physiol. Chem. 1844—51, p. 78.

3) C. Sprengel, Die Lehre vom Dünger 1839, p. 53.

4) Schon Saussure (Rech. chim. 1804, p. 261) erkannte, dass es nicht allein auf die Menge ankommt.

5) Beispiele bei E. Wolff, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 138; Ville, Bot. Jahresb. 1890, p. 47.

6) Vgl. Ad. Mayer, Agriculturchem. 1895, IV. Aufl., p. 306.

rungen von O. Wolff[1]), welcher, während alle übrigen Elemente überreichlich zur Verfügung standen, das zu guter Ausbildung der Haferpflanze nöthige Minimum von K oder P u. s. w. zu ermitteln suchte. Auf dieses Specialminimum können aber nicht gleichzeitig alle Elemente herabgedrückt werden. Denn es war nicht möglich, eine normal entwickelte Haferpflanze mit weniger als 3—4 Proc. Asche zu erziehen, während diese nur 2 Proc. betragen würde, wenn alle nöthigen Aschenbestandtheile auf ihr Specialminimum reducirt sind. Theilweise mag dieses in der schon besprochenen partiellen gegenseitigen Vertretung begründet sein. Doch spielen offenbar noch andere Momente mit, da u. a. Si in ähnlicher Weise wie Ca das Specialminimum von K u. s. w. auf einen geringeren Werth bringen soll.

Da in älteren Organen die Aschenmenge gewöhnlich zunimmt und ihre Zusammensetzung sich ändert[2]), so ist es begreiflich, dass die Asche jugendlicher Organe, in welchen vorwiegend das Nothwendige enthalten ist, bei verschiedenen Pflanzen eine ähnliche Zusammensetzung besitzt[3]). Im Mittel dürften 3 g Asche der embryonalen Gewebe etwa folgende Zusammensetzung besitzen (im Anschluss an Wolff's Tabellen ist P_2O_5 u. s. w. geschrieben): P_2O_5 1,1 g, K_2O 1,0 g, MgO 0,35 g, CaO 0,25, SO_3 0,1 g Fe_2O_3 0,03 g, Na_2O 0,08 g, Cl 0,04 g, SiO_2 0,05 g.

In den ausgewachsenen Organen pflegen namentlich Ca und Si erheblich zuzunehmen, so dass diese zusammen nicht selten 50 Proc. der Asche ausmachen. Einem Hektar werden alljährlich mit der Ernte zwischen 200—300 Kilo Mineralbestandtheil entzogen[4]).

Die Elemente müssen natürlich immer in einer geeigneten Form und Verbindung geboten werden und wie sehr der Nährwerth von der molecularen Verkettung abhängt, haben wir zur Genüge für C und N kennen gelernt. Wenn uns dasselbe nicht in so auffälliger Weise bei den Aschenbestandtheilen entgegentritt, so hängt dieses wohl damit zusammen, dass die hier wesentlich in Betracht kommenden Salze in der Lösung in die Ionen zerfallen sind. Säuren wie Basen pflegen dabei nur in ihren hohen Oxydationsstufen eine geeignete Nahrung für die höheren Pflanzen abzugeben. Jedoch wird von Pilzen auch schweflige und unterschweflige Säure, von einzelnen Bacterien Schwefelwasserstoff und metallischer Schwefel verarbeitet (Kap. IX) und manchen Pilzen dürften auch die niederen Oxydationsstufen des Phosphors zugänglich sein. Fraglich ist noch, ob einzelne Organismen auf organische Verbindungen des P, Fe, S[5]) u. s. w. angewiesen sind, die in der vegetabilischen und animalischen Nahrung zur Verfügung stehen. Eine Besonderheit besteht auch darin, dass die Anaeroben den Sauerstoff aus Verbindungen entnehmen müssen, während es für den Betrieb der

1) O. Wolff, Versuchsstat. 1877, Bd. 30, p. 397.

2) Vgl. die citirten Zusammenstellungen. In Wolff's Tabellen ist z. B. auch d. Einfluss von Düngungen verzeichnet. Ueber Pilze siehe u. a. Sieber, Bacteriol. Centralbl. 1892, Bd. 10, p. 78, u. Zopf, Pilze 1890, p. 114.

3) Betont schon von Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1860, IV. sér., Bd. 13, p. 179.

4) Vgl. Ebermayer, Physiol. Chem. 1882, p. 761.

5) Vgl. § 64. Ueber die Nothwendigkeit organischer Eisenverbindungen für Thiere vgl. Neumeister, Physiol. Chem. 1893, I, p. 311.

Aeroben unerlässlich ist, dass der moleculare Sauerstoff mit seinen Affinitäten eingreift (Kap. IX).

Bei Darbietung der besten Nahrung kommt es aber nur dann zu einer normalen Thätigkeit, wenn alle übrigen Bedingungen in zureichendem Maasse erfüllt sind. Da aber bestimmte Organismen absonderliche und nicht immer offenkundige Anforderungen stellen, so kann sehr wohl einmal das Gedeihen von der Zufügung eines bestimmten Körpers abhängen, obgleich dieser kein nothwendiger Nährstoff und unter anderen Versuchsbedingungen vielleicht entbehrich ist.

So wird NaCl als eine formale Bedingung für das Fortkommen der Meeresalgen gekennzeichnet sein, sobald es gelingt diese Pflanzen in isosmotischen Lösungen anderer Salze zu cultiviren. Zu den formalen Bedingungen zählt auch die Erhaltung eines geeigneten Nährbodens. Falls z. B., wie bei gewissen Bacterien und Pilzen, die selbst producirte Säure bald einen Stillstand hervorruft, muss Calciumcarbonat oder eine andere neutralisirende Basis als ein für das Gedeihen nothwendiger Stoff angesprochen werden. Die Säureproduction hängt indess von den Culturbedingungen ab, die sich so gestalten lassen, dass die Flüssigkeit sogar alkalisch wird (§ 86) und dass nunmehr die Entwickelung ohne das Hinzukommen einer neutralisirenden Säure bald zum Stillstand kommt. Aber auch bei höheren Pflanzen, bei welchen die Secretion solcher Producte zurücktritt, hängt es doch bis zu einem gewissen Grade von der Zusammensetzung der Nährsalze ab, ob sich die erwünschte schwach saure Reaction erhält, oder ob sich in der Culturflüssigkeit eine alkalische Reaction ausbildet. Im letzteren Falle wird aber gewöhnlich das Wurzelsystem und mit diesem die Entwickelung der ganzen Pflanze geschädigt oder sistirt. Da aber unter Umständen die Zugabe von NaCl oder KCl die saure Reaction erhält (§ 23), so kann das Cl in bestimmten Versuchsbedingungen als ein unentbehrlicher Stoff befunden werden. Damit ist nicht gesagt, dass dem Cl in keinem Falle eine andere Function zukommt. In solchen und ähnlichen Erwägungen muss man sogar die Hoffnung hegen, dass es gelingen wird, auch diejenigen Pflanzen ohne Ca zu erziehen[1], in welchen dieses Element nach den bisherigen Erfahrungen ein unentbehrlicher Nährstoff ist.

Hingewiesen wurde schon darauf (§ 64), dass die Samen von Orobanche, die Sporen gewisser Pilze ohne die Reizwirkung bestimmter Stoffe kein Wachsthum beginnen. Indess ist es fraglich, ob in diesem Sinne gelegentlich bestimmte Aschenbestandtheile wirksam sind. Jedenfalls wird eine gewisse Beschleunigung durch kleine Gaben von Co, Cu, Mn, Fl, Li u. s. w. hervorgerufen, und dadurch das Trockengewicht einer Pilzcultur erheblich gesteigert[2]. Auch ist anzunehmen, dass höhere Pflanzen in gleichem Sinne reagiren. Wenigstens wird nach Frank und Krüger[3] die Entwickelung der Kartoffel durch Cu günstig

1) Die Angaben von Dehérain u. Bréal (Bot. Jahresb. 1883, p. 40), nach denen Keimpflanzen bei hoher Temperatur Ca entbehren können, sind nach Molisch (Sitzungsb. der Wiener Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 799) nicht zutreffend. — Uebrigens hat die Temperatur Einfluss auf die Anhäufung freier Oxalsäure (vgl. § 86).

2) Beobachtet wurde dieses schon von Raulin, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 11, p. 232; doch geht erst aus ferneren Studien die generelle Bedeutung hervor. Vgl. Richards, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 665; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 238. Vgl. § 66.

3) Frank u. Krüger, Bericht d. Bot. Ges. 1894, p. 1.

beeinflusst und vielleicht findet durch eine solche beschleunigende Reizwirkung die Angabe von Salm-Horstmar[1]) eine Erklärung, nach welcher Fl und Li für eine abschliessende Entwickelung der Sommergerste sogar nothwendig sein sollen.

Vermuthlich ergiebt sich dieser Erfolg aus einer generellen Reaction des Organismus gegen schädliche Stoffe, da ähnliche Effecte auch durch Aether, Alkaloide u. s. w. hervorgerufen werden, Effecte, die auch in der Steigerung der Gährung und Athmungsthätigkeit zum Ausdruck kommen (§ 104)[2]). Aus dieser mit der Giftwirkung zusammenhängenden Wirkung und der Bedeutung als Nährstoff muss demgemäss der Erfolg resultiren, welchen eine Zugabe eines Eisensalzes hervorruft. Die Untersuchungen von Richards haben in der That gezeigt, dass diese Voraussetzung zutrifft. Da natürlich diese Reizwirkungen von dem Schwellenwerth bis zu einem Maximum (Optimum) steigen, das bei energischer Giftwirkung schon bei geringer Dosis erreicht wird, so ist leicht zu verstehen, dass nicht unter allen Umständen eine Begünstigung, dass mit superoptimaler Dosis sogar eine Depression der Entwickelung bewirkt wird, und ferner solche Körper, die erst in höherer Concentration giftig wirken, überhaupt keinen merklichen Erfolg erzielen.

Ein an sich unnöthiger Stoff kann also in verschiedener Weise von Vortheil oder sogar nothwendig sein. Das ist schon dann der Fall, wenn durch die Wirkung eines Körpers (wie durch Enzyme) nur die Aufnahme eines Nährstoffes beschleunigt oder erst ermöglicht wird. Ausserdem ist nicht zu vergessen, dass schon die nicht normale Befriedigung einer nebensächlichen und nicht zu dem eigentlichen vitalen Betriebe gehörigen Function eine Hemmung der Gesammtthätigkeit herbeiführen kann (§ 64). Vielleicht wird auf solche Weise in höheren Pflanzen die Unentbehrlichkeit des Ca erzielt und es ist nicht unmöglich, dass durch eine solche Verkettung das Si für irgend eine Pflanze nothwendig ist. Sind aber die Pflanzen nicht von Menschenhand gehegt und gepflegt, müssen sich dieselben vielmehr im Kampf und in Concurrenz mit allen Unbilden und mit anderen Organismen behaupten, dann kann bekanntlich unter Umständen schon eine kleine Begünstigung darüber entscheiden, ob eine Pflanze aufkommt oder unterdrückt wird (§ 92, 76). In diesem Sinne gewährt u. a. auch Si einen Vortheil, da mit der Einlagerung von Kieselsäure in die Membranen eine Pflanze in etwas geringerem Grade dem Thierfrass ausgesetzt ist und wohl auch nicht ganz so leicht das Eindringen von parasitären Pilzen gestattet (§ 75).

Aus alledem geht genugsam hervor, dass es nicht immer leicht ist, über die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit eines Elementarstoffes mit Sicherheit zu entscheiden. Zudem ruft es, besonders bei Pilzen u. s. w., schon eine recht auffällige Wirkung hervor, wenn sich von solchen Elementen, die in sehr geringer Menge nöthig sind, nur so geringfügige Spuren in dem Wasser oder in den angewandten Salzen finden oder aus dem Glase gelöst werden, dass eine Erkennung mit den üblichen Reagentien unmöglich ist[3]). Denn die geringe absolute

---

1) Salm-Horstmar, Journal f. prakt. Chem. 1861, Bd. 84, p. 140. — Ueber Fl vgl. auch G. Tamman, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1888, Bd. 12, p. 322.

2) Es handelt sich hier um eine physiolog. Reaction und nicht einfach um eine Beschleunigung, wie sie vielfach durch Zugabe bestimmter Stoffe in rein chemischen Reactionen erzielt wird.

3) Ueber die Darstellung von reinem Wasser u. s. w., sowie über die anzuwenden-

Menge in der gesammten Nährflüssigkeit, die der Pilz sich vollständig zu Nutzen macht, ist, wie schon § 22 dargethan wurde, durchaus keine physiologisch zu vernächlässigende Grösse. Demgemäss fördert auch schon, wie Benecke[1]) zeigte, das Vorhandensein von 0,00003 Proc. K in sehr merklicher Weise die Entwickelung von Aspergillus. Auch ist es noch nicht gelungen, durch Entziehung des Fe das Wachsthum von Pilzen absolut zu unterdrücken, selbst dann nicht, wenn das Sammelvermögen der Pilze dazu verwandt wurde, um mit der Abhebung der zunächst entstehenden Pilzmasse das Fe thunlichst zu entfernen. Uebrigens ist auch bis dahin noch keinmal eine Blüthenpflanze absolut frei von Na oder Si erzogen worden und dieses Ziel wird jedenfalls nur in einer Culturflüssigkeit zu erreichen sein, die nicht mit Glas in Berührung steht.

Ein gewisses Quantum der unentbehrlichen Elemente ist stets in den Samen oder Sporen enthalten. Mit Hilfe dieser bringt es eine Bohne bei Darbietung von reinem Wasser zuweilen bis zum Blühen und vermag das 2—4-fache des Trockengewichts des ausgesäten Samens zu erzielen[2]). Auch ist bei Cultur in eisenfreier Nährlösung schön zu verfolgen, dass die Chlorophyllbildung im Mais, im Buchweizen u. s. w. erst ausklingt, nachdem die 2—3 ersten Blätter auf Kosten des Eisenvorraths im Samen ergrünt sind.

Da zudem im Hungerzustand Fe oder K u. s. w., analog wie es für N geschildert wurde (§ 68), den älteren und absterbenden Organen entrissen und von den jüngeren und fortwachsenden Theilen ausgenutzt werden (für Pilze gilt dasselbe), so kommt das Wachsthum nicht sobald zum Stillstand. Ja es würde sogar eine dauernde Fortbildung möglich sein, wenn, was eben nicht zutrifft, ein bestimmtes Element nur während der Ausbildung der Organe zu functioniren hätte und dann so völlig disponibel würde, dass die gesammte Menge immer wieder zu anderen Theilen überwandert.

Unter den obwaltenden Umständen kann natürlich nicht schlechthin ein gewisses Wachsen, sondern nur das Gedeihen und die Production im Vergleich zu einer normal ernährten Pflanze darüber entscheiden, ob der in der Nährlösung weggelassene Stoff für die Pflanze nothwendig ist. Vortheilhaft ist es, dabei Samen oder Sporen zu verwenden, in welchen das auf seinen Nährwerth zu prüfende Element in möglichst geringer Menge vorhanden ist. Ein entbehrlicher Stoff lässt sich nur vollständig ausschliessen, indem man die Samen von Pflanzen erntet, die bei Ausschluss des fraglichen Körpers cultivirt wurden.

Historisches und Methodisches. Nachdem die Chemie in Verbindung mit der Erkenntniss der nicht weiter zerlegbaren Elementarstoffe reformirt worden war, bedurfte es noch längerer Zeit, ehe allgemein der Glaube beseitigt war, die Lebensthätigkeit der Pflanzen vermöge Aschenbestandtheile, also Elemente aus Luft oder aus Wasser zu schaffen. Mussten auch die Erfahrungen, welche Marggraf (1764), Wiegleb (1774), Senebier und insbesondere Saussure zu Tage gefördert hatten, den unbefangenen Forscher überzeugen, dass nur

---

den Vorsichtsmassregeln vgl. die cit. Arbeiten von Molisch u. Benecke. Mit Vortheil sind Glasgefässe zu verwenden, die mit einer dünnen Paraffinschicht überzogen sind.

1) Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 502.

2) Vgl. z. B. Boussingault, Agronom., Chim. agric. etc. 1860, Bd. I, p. 64.

die von Aussen eingeführten Elemente in der Pflanze vorkommen, so fand doch die gegentheilige, allerdings an Ansehen allmählich verlierende Annahme immer noch Vertreter. Gänzlich wurde diese Ansicht wohl erst durch die exacten Experimente von Wiegmann und Polstorff[1]) beseitigt, welche leicht durch Culturen in Platinschnitzeln, oder in Sand, nachweisen konnten, dass die aus dem Samen erzogene Keimpflanze nicht mehr und nicht weniger Aschenbestandtheile enthält, als schon im Samen vorhanden waren[2]).

Klarere Vorstellung über die Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile in Pflanzen dürften wohl zuerst Senebier[3]) und Saussure[4]) gehabt haben, von welchen schon der erstere das Hineinziehen der feuerbeständigen Elemente in den Stoffwechsel betonte und in dieser Hinsicht der folgenden Zeit voraus war, in welcher gar oft die Aschenbestandtheile nur als Reizmittel oder als Lösungsmittel für die in die Pflanze zu befördernden organischen Stoffe angesprochen wurden[5]). Einer correcten Auffassung begegnen wir aber bei C. Sprengel[6]), welcher namentlich hervorhob, dass nicht alle in der Pflanze vorkommenden Aschenbestandtheile nothwendige Nährstoffe sind, die nothwendigen feuerbeständigen Elemente aber eine specifische Bedeutung haben und durch andere Elementarstoffe nicht ersetzt werden können.

Die Unentbehrlichkeit von Aschenbestandtheilen war im allgemeinen durch die schon mitgetheilten Erfahrungen entschieden. Welche der in der Pflanze vorkommenden Aschenbestandtheile aber nothwendig seien, wurde in systematischer Weise erst von Salm-Horstmar[7]) mit Hilfe der Differenzmethode geprüft. Einzelne Versuche in dieser Richtung, aber nicht immer mit correcter Fragestellung und Methode, waren schon von Cadet de Cassincourt[8]), John (l. c.), Boussingault[9]) u. a. angestellt. Die beiden letztgenannten Forscher verwandten als Culturboden auch Substrate, die keine lösliche Substanzen abgeben. Als solche kamen, nach Auskochen mit Säuren, Sand, Bergkrystallpulver und Zuckerkohle zur Anwendung. In diesen mit Nährlösung durchtränkten Substraten wurden von Salm-Horstmar die vergleichenden Culturversuche mit Keimpflanzen in mit Wachs überzogenen Zinntöpfen angestellt. Ausser diesen Medien haben Bimsstein und Schwefel, am häufigsten aber fernerhin Sand Verwendung gefunden. Die besonders von Hellriegel[10]) ausgebildete Sandcultur, auf die wir schon § 69 zu sprechen kamen, ist in der That in manchen Fällen der Wassercultur vorzuziehen, in der freilich der gänzliche Ausschluss eines Aschenbestandtheiles leichter gelingt.

---

1) Wiegmann u. Polstorff, Ueber die anorg. Bestandth. d. Pflanzen 1842.

2) In historischer Hinsicht vgl. Kopp, Geschichte d. Chemie 1845, III. Bd., p. 42 u. 259; Sachs, Geschichte d. Bot. 1875, p. 481 u. 566. Auch John, Ernährung d. Pflanzen 1819, p. 73.

3) Senebier, Physiolog. végétale 1800, Bd. III, p. 28 u. 45.

4) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 261.

5) Vgl. z. B. Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 120.

6) C. Sprengel, Die Lehre vom Dünger 1839, p. 1 ff., 351 ff., theilweise schon in Bodenkunde 1837, p. 414.

7) Salm-Horstmar, Versuche u. Resultate über d. Ernährung d. Pflanzen 1856. Die in dieser Schrift zusammengefassten Arbeiten sind im Journal f. prakt. Chem. 1849 (Bd. 46) bis 1855 (Bd. 64) publicirt.

8) Cadet de Cassincourt, Journal d. pharmacie 1818, p. 381.

9) Zuerst 1837 und 1838. Vgl. das Referat in Boussingault, Agronom., Chim. agricol. etc. 1860, Bd. I, p. 3.

10) Hellriegel, Beiträge z. d. naturw. Grundlagen d. Ackerbaues 1883, Untersuch. über die Stickstoffnahrung 1888. — Fittbogen, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 81.

Die Wassercultur wurde methodisch bereits von Woodward[1]) verwandt, welcher das für die damalige Zeit wichtige Factum constatierte, dass Pflanzen besser in Flusswasser als in Regenwasser gedeihen, am besten aber in Wasser fortkommen, welches aus Erde lösliche Bestandtheile aufnehmen konnte. Auch wurden Culturversuche mit Zusatz von anorganischen Salzen von diesem Forscher angestellt, welche freilich hinsichtlich der Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile keine entscheidenden Resultate lieferten. Die einfache Erziehung von Pflanzen in Wasser, wie sie von Duhamel[2]) u. a. ausgeführt wurde, hat in methodischer Hinsicht, gegenüber den Versuchen Woodward's, wenig Bedeutung. Thatsächlich kam die vergessene Wassercultur zur Entscheidung bestimmter Ernährungsfragen erst wieder in Verwendung, nachdem Sachs[3]) auf die Bedeutung derselben hingewiesen hatte. Von Sachs[4]) wurden dann Pflanzen mit günstigem Erfolge unter Benutzung zweier Lösungen erzogen, von denen jede nur einen Theil der Aschenbestandtheile enthielt, und welche wechselweise der Pflanze dargeboten wurden. Ebenso erzielte Knop[5]) ein günstiges Resultat, der alle Aschenbestandtheile in einer Lösung vereinigte. Nach dieser Methode sind dann in der Folge sehr zahlreiche Versuche ausgeführt[6]) und für sehr verschiedene höhere Pflanzen ist es bei genügender Sorgfalt gelungen, in wässeriger Nährlösung ein normales Gedeihen zu er-



Fig. 61. Wassercultur von Buchweizen. *A* ohne K, *B* in vollständiger Nährlösung, *C* ohne Fe.

1) Woodward, Philosophical Transactions 1699, Bd. 21, p. 208.
2) Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 160.
3) Sachs, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1858, Bd. 26, p. 331.
4) Sachs, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 22 u. 224.
5) Knop, ebenda 1861, Bd. 3, p. 295.
6) Stohmann, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1862, Bd. 121, p. 314; ferner zahlreiche Arbeiten von Nobbe, Wolf u. a., die im Jahresb. f. Agriculturchem. (1861 ff., verzeichnet sind.

zielen. Damit ist nicht gesagt, dass sich auf diese Weise alle diejenigen Pflanzen cultiviren lassen, die gewohnt sind, ihr Wurzelsystem in einem Humusboden auszubreiten, der durch seine Eigenschaften thatsächlich hervorragende Vortheile gewährt (§ 28).

Die Ausführung einer Wassercultur wird durch Fig. 61 veranschaulicht, aus welcher zugleich der Erfolg zu ersehen ist, welcher bei Darbietung einer normalen Lösung (*B*), sowie bei Mangel von K (*A*) oder von Fe (*C*) erzielt wird (Fig. 61, vgl. auch Fig. 60, p. 388). Auf dem zur Aufnahme der Nährlösung bestimmten Glassgefäss (*g*) ist ein Deckel (*d*) aus lackirtem Zinkblech oder besser aus Porzellan angebracht, in dessen mittlere Durchbohrung die Pflanze mit Hilfe eines halbirten und paraffinirten Korkes eingesetzt wird. Der Regel nach wird man eine junge Keimpflanze verwenden, die in Sägespänen, zwischen Fliesspapier u. s. w., oder, wenn eine Aufnahme von Aschenbestandtheilen während der Keimung von Anfang an sorgfältig vermieden werden soll, auf einem auf Wasser schwimmenden Netze erzogen wurde. (Ueber die Benachtheiligung der an den Boden accommodirten Wurzeln durch Versetzen in Wasser, vgl. § 26.)

Eine gute Nährlösung erhält man z. B., indem man 4 g CaN_2O_6, 1 g KNO_3, 1 g $MgSO_4 + 7H_2O$, 1 g H_2KPO_4, 0,5 g KCl zu 7 l (= 0,106 Proc. Salz) oder zu 3 l (= 0,25 Proc. Salz) löst und noch 3—6 Tropfen der officinellen Eisenchloridlösung hinzufügt. Vortheilhaft löst man a) 20,5 g $MgSO_4 + 7H_2O$ zu 350 ccm und ebenso b) 40 g CaN_2O_6, 10 g KNO_3, 10 g H_2KPO_4 zu 350 ccm auf. Setzt man dann von Lösung *a* und *b* je 100 ccm zu 9,8 l Wasser, so erhält man eine Lösung, die insgesammt 0,2 Proc. wasserfreie Salze enthält[1]), der man nur noch, wie oben angegeben, Eisen und nöthigenfalls etwas KCl hinzufügt. Auch lassen sich nach der von Tollens[2]) gegebenen Vorschrift concentrirtere Lösungen vorräthig halten, in denen keine Ausscheidung eintritt.

Die Zusammensetzung der Nährlösung darf in ziemlich weiten Grenzen schwanken, doch wird durch ein zu starkes Ueberwiegen der schwefelsauren oder phosphorsauren Salze das Gedeihen gewöhnlich beeinträchtigt. Ferner ist zu empfehlen, Mg in geringerer Menge zu bieten, als Ca und K (vgl. die Aschenzusammensetzung p. 407). Eine Lösung, die insgesammt 0,1—0,5 Proc. Salze im Liter enthält, gewährt den meisten Phanerogamen die günstigsten Bedingungen. Bei kleineren Pflanzen und für Demonstrationsversuche kommt man mit Gefässen von 2—5 l Inhalt aus, doch ist die Verwendung grösserer Gefässe von 10 oder auch von mehr als 20 l Capacität natürlich nur vortheilhaft[3]). In allen Fällen muss man auf Ersatz des verdampften Wassers, beim Operiren mit kleineren Gefässen auch auf rechtzeitigen Wechsel der Nährlösung bedacht sein. Die nach einer der obigen Vorschriften dargestellte Lösung reagirt zwar sauer, doch ist die Zugabe von einigen Tropfen Phosphorsäure gewöhnlich vortheilhaft[4]). Nöthigenfalls muss durch Zugabe von Phosphorsäure das Verschwinden der sauren Reaction verhindert werden. Indess setzt sich doch Eisenphosphat ab, das aber bei wiederholtem Aufrühren durch Durchblasen von Luft selbst kleinen Wurzeln genügend zugänglich wird. Das wiederholte Durchlüften ist zudem nur vortheilhaft. Natürlich ist zu einem kräftigen

1) Knop, Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 293.

2) Tollens, Bot. Jahresb. 1882, p. 36.

3) Vgl. Wortmann, Bot. Ztg. 1892, p. 643. Auch Nobbe verwandte schon sehr grosse Gefässe.

4) Nach Hellriegel (Unters. über d. Stickstoffnahrung 1888. p. 140) ist Lupine gegen aure Lösung empfindlich.

Gedeihen der autotrophen Pflanzen gute Beleuchtung und Versorgung mit Kohlensäure nöthig und es ist desshalb förderlich, wenn die Culturen, so weit es angeht, ins Freie gebracht werden[1]. Eine zu starke Erwärmung der Culturflüssigkeit lässt sich durch Einsetzen der Glasgefässe in Sägespäne u. s. w. verhüten. Ohnedies ist es im allgemeinen geboten, den Zutritt von Licht zu den Wurzeln abzuhalten oder doch einzuschränken.

Um ein Element auszuschliessen, wird man z. B. an Stelle der Kaliumsalze Natriumsalze oder, falls es sich um den Ausschluss von S handelt, an Stelle der Sulfate Nitrate verwenden[2]. Ist mit Rücksicht auf Ba die Schwefelsäure auszuschliessen, so kann man die Pflanze durch Isäthionsäure oder Taurin mit S versorgen (Pilze auch durch schweflige Säure). Stets ist aber zu beachten, dass schon die veränderte Zusammensetzung der Nährlösung einen Einfluss auf das Gedeihen der Versuchsobjecte ausübt.

Natürlich muss stets den besonderen Ansprüchen der einzelnen Organismen Rechnung getragen werden. Das ist auch bei den Algen zu beachten, von denen viele ganz leicht in einem Glase zu erziehen sind, während andere fliessendes Wasser fordern oder bis dahin einer künstlichen Cultur widerstrebten[3]. Die obligaten Meeresalgen fordern ein salziges Medium, kommen also in einer verdünnten Nährlösung nicht fort und lassen sich nur unter bestimmten Bedingungen zur Entwickelung bringen[4].

Von der Ernährung der Pilze, überhaupt der heterotrophen Pflanzen und von flüssigen und festen Nährböden für diese wurde schon in § 66 gehandelt.

Die Concentration der Culturflüssigkeit ist immer von wesentlicher Bedeutung. Denn auch ohne eine Giftwirkung macht die Steigerung der osmotischen Leistung endlich das Gedeihen unmöglich, während andererseits bei zu geringer Dichte der Nährsalze oder auch nur eines Nährstoffes in Folge der nunmehr ungenügenden Versorgung Thätigkeit und Entwickelung retardirt werden. Folglich giebt es immer eine optimale Concentration, gleichviel ob es sich um eine normale Nährlösung oder um ein Salzgemisch handelt, in dem ein einzelnes Nährsalz oder ein entbehrlicher Stoff in überwiegender Menge vorhanden ist.

Für die Phanerogamen besitzen die oben besprochenen Nährlösungen der Regel nach die optimale Concentration, wenn der totale Salzgehalt 0,2—0,5 Proc. beträgt[5] und bei einer Steigerung auf 2,5 Proc. gedeihen viele dieser Pflanzen nicht mehr oder nur kümmerlich. Dasselbe ist der Fall, wenn die osmotische Leistung der normalen Nährlösung durch Zusatz von $NaCl$, KNO_3 so gesteigert wird, dass sie mit 2 Proc. KNO_3 (1,7 Proc. $NaCl$) isosmotisch ist. Indess wird gewissen Phanerogamen, insbesondere den Halophyten erst bei mehr als 3 Proc. $NaCl$ das Wachsen ganz unmöglich gemacht[6]. Penicillium und manche andere

1) Ueber Culturhäuser mit auf Schienen laufenden Tischen vgl. z. B. Hellriegel. l. c., p. 15.

2) Beispiele bei Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 331; Lüpke, Landwirthsch. Jahresb. 1888, Bd. 17, p. 889; Aschoff, ebenda 1890, Bd. 19, p. 113; Schimper, Flora 1890, p. 220.

3) Vgl. z. B. A. Richter, Flora 1892, p. 9; Klebs, Bot. Ztg. 1891, p. 789, Die Bedingungen d. Fortpflanzung u. s. w. 1896; Molisch, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1896, Bd. 105, Abth. I, p. 634. Bei Algen darf die Flüssigkeit im allgemeinen nicht sauer sein.

4) Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 281 u. Flora 1895, p. 51; Noll, Flora 1892, p. 281.

5) Vgl. Nobbe, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 40 u. 343 etc. — In Sandcultur wird eine höhere Concentration ertragen. Vgl. Hellriegel, Jahresb. d. Agriculturchem. 1861—62, p. 115.

6) Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 253, u. die dort cit. Lit.

Schimmelpilze, sowie gewisse Bacterien wachsen aber noch in Lösungen, deren osmotischer Werth 20 Proc. KNO_3 (17 NaCl) beträgt[1]). In gleicher Weise sind gewisse kleinere Algen accommodationsfähig, während andere Süsswasseralgen nicht mehr aushalten als Phanerogamen[2]).

Als Minimum der Concentration ist aber nicht bei allen Pflanzen ein sehr geringer Werth zulässig, so nicht bei den obligaten Meeresalgen, welche nur bei einem grösseren Salzgehalt des Wassers zu leben vermögen. Indess liefern die auch in brackiges und süsses Wasser übergehenden Algen wiederum Beispiele von specifisch verschiedener Anpassungsfähigkeit[3]). In Rücksicht hierauf wird es wohl auch ausserdem, insbesondere unter den Pilzen und Bacterien Pflanzen geben, für welche ein ansehnliches Concentrationsminimum eine allgemeine Vegetationsbedingung ist. Nach Klebs[4]) scheint dieses für Eurotium repens zuzutreffen. Die Amplitude der Accomodationsfähigkeit hängt indess, ebenso wie bei der Temperatur, nicht von der Höhenlage des Minimums ab und die vorhin erwähnten Organismen, welche die höchsten Concentrationen ertragen, sind gerade solche, die sich auch den verdünntesten Lösungen anpassen.

Obgleich diese Angelegenheit nicht ausschliesslich eine Turgorfrage ist, so kann doch, wie schon § 24 betont wurde, ein Organismus nur soweit in höhere Concentrationen übergehen, als er befähigt ist, seine Turgorkraft in entsprechendem Maasse zu steigern. In § 24 ist schon mitgetheilt, dass diese Accommodation theilweise durch Eindringen der umgebenden Stoffe, theilweise durch regulatorische Production der osmotisch wirksamen Körper erreicht wird. Jedenfalls wird die Accommodation z. B. bei Algen, in deren Umgebung zuweilen süsses und salziges Wasser plötzlich wechseln, aber auch bei vielen Schimmelpilzen und Bacterien schnell vollführt. Doch tritt bei einem grösseren Concentrationssprung wohl immer eine vorübergehende Störung des Wachsthums u. s. w. ein[5]). Es ist auch wohl zu verstehen, dass Pilze, die sogar eine plötzliche Verminderung des Chlornatriumgehaltes um 5 Proc. noch überwinden, bei allzugrossem Sprunge durch die mechanische Wirkung des zu hoch gesteigerten osmotischen Druckes gesprengt werden.

Durch den Salzgehalt wird, wie überhaupt durch die Aussenbedingungen, die Thätigkeit und die Gestaltung der Pflanze mehr oder minder beeinflusst. Auf diese Wachsthumserfolge haben wir indess hier nicht einzugehen. Es sei desshalb nur erwähnt, dass bei Steigerung der Concentration u. a. bei manchen Algen und Pilzen eine Neigung zum Zerfall in kleinere Stücke bemerklich wird, bei Phanerogamen aber vielfach eine Neigung besteht, einen gedrungeneren Habitus anzunehmen und die Blätter dicker und fleischiger auszubilden[6]). Da bei isosmotischer Concentration Na Cl stärker zu wirken

1) Eschenhagen, Einfluss d. Lösungen versch. Conc. auf Schimmelpilze 1889; Bruhne, in Zopf's Beiträgen z. Physiol. u. Morph. 1894, Heft 4, p. 1; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 151 (für Bacterien).

2) Richter, Flora 1892, p. 12; Stange, l. c., p. 256.

3) Oltmanns, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1891, p. 201, u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1892 Bd. 23, p. 405; Flora 1895, p. 51.

4) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung 1896, p. 465.

5) True, Annal. of Bot. 1895, Bd. 9, p. 369, Fernere Beispiele bei Eschenhagen, Stange, Richter.

6) Beispiele bei Eschenhagen, Stange, Richter, Klebs, ferner Schimper, Indomalayische Strandflora 1891, p. 26; Dassonville, Rev. général. 1896, p. 284 und 324. Ueber Einfluss auf Stärkebildung und Assimilation vgl. § 55, 58, auf Transspirat. § 39. Weiteres in Bd. II.

scheint als KNO_3 [1]), so dürften neben der osmotischen Wirkung noch specifische Einflüsse mitspielen.

§ 74. Die Function der unentbehrlichen Aschenbestandtheile.

Wie schon § 50 betont wurde, gewinnen die in der Asche verbleibenden Elemente ihre physiologische Bedeutung erst durch das Hineinreissen in den Stoffwechsel, also durch ihr Zusammenwirken und ihre Vereinigung mit den organischen Kohlenstoffverbindungen. Demgemäss ist eine völlig befriedigende Einsicht in die wahrscheinlich vielseitigen Functionen, welche K, P, überhaupt irgend ein Element zu erfüllen hat, nur bei einem tieferen Einblicke in die Stoffmetamorphosen, in die mannigfachen Verkettungen und Zertrümmerungen zu erhoffen, die sich von dem Augenblicke der Aufnahme ab bis dahin abspielen, wo ein Stofftheilchen seine Rolle im Dienste des Organismus ausgespielt hat. Von der Erreichung dieses Zieles, das der Physiologie als Ideal vorschweben muss, sind wir indess zur Zeit himmelweit entfernt. Bei der mangelhaften Einsicht in das Getriebe ist es aber ganz natürlich, dass sich das Augenmerk zunächst auf die durch Masse und Mannigfaltigkeit hervorstechenden Kohlenstoffverbindungen richtet und dass die Mitbetheiligung der Aschenbestandtheile oft nicht klar hervortritt oder auch absichtlich vernachlässigt wird. Unter solchen Umständen lässt sich die Function der Aschenbestandtheile nicht mit dem Gesammtstoffwechsel zu einem einheitlichen Bilde verweben und wir müssen wohl oder übel hier gesondert die fragmentarischen Kenntnisse über die Verwendung und Bedeutung der einzelnen Aschenbestandtheile zusammentragen.

Die einfache Feststellung der Herkunft und Nothwendigkeit eines Elementes vermag natürlich über dessen Verwendung im Dienste des Organismus ebenso wenig Aufschluss zu geben, wie das Vorkommen in der Asche, das ebenfalls ganz unentschieden lässt, in welcher molecularen Verkettung C oder N vor der Verbrennung vorhanden waren. Die Separirung der flüchtigen und nichtflüchtigen Verbrennungsproducte, sowie die verschiedenartige Gewinnung der Aschenbestandtheile und der Kohlenstoffverbindungen seitens der grünen Pflanzen, hat im Vereine mit dem Dualismus in den veralteten Anschauungen der elektrochemischen Theorie dazu beigetragen, dass die Aschenbestandtheile zuweilen sogar in einem gewissen Gegensatz zu den Elementen C, H, O, bezw. zu den aus diesen formirten Verbindungen betrachtet und behandelt sind. In Wirklichkeit kommen aber erst im Zusammenwirken mit diesen Elementen der Stickstoff und ebenso die Aschenbestandtheile zu physiologischer Bedeutung. Für dieses Zusammenwirken und diese Verkettungen gilt also in principieller Hinsicht dasselbe wie für den Stickstoff, der ebenfalls an Masse gegenüber dem Kohlenstoff zurücktritt. Dieser letztere bildet gleichsam den festen Angelpunkt, um den sich die ganze organische Chemie, die Chemie der Kohlenstoffverbindungen dreht. Diese enthalten nur zum Theil, aber in sehr verschiedenartigen Körpern N oder S, P u. s. w. in ihrem Molecüle, und wie der Stickstoff wird wohl jedes unent-

1) Stange, l. c., p. 366.

behrliche Aschenelement zu verschiedenen Zwecken dienstbar gemacht. Das ergiebt sich schon aus den sehr ungleichwerthigen Verbindungen, welche theilweise im Stoffwechsel wiederum so weitgehende Zertrümmerungen erfahren, dass anorganische Verbindungen von C, N, S, P u. s. w. entstehen. Werden diese Producte immer wieder in den Umtrieb gerissen, so kann sich, wie schon in Bezug auf den Stickstoff (§ 68) ausgemalt wurde, in ausgedehntester Weise eine weit oder minder weitgehende Zerspaltung vollziehen, ohne dass die Menge des in der Pflanze enthaltenen Elementarstoffes eine Zu- oder Abnahme erfährt. Ausserdem mögen die stickstoffhaltigen Enzyme daran erinnern, dass eine Verbindung, ohne dass sie selbst zertrümmert wird, eine hervorragende Wirksamkeit entfalten kann, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass eine solche Rolle auch gewissen Verbindungen der Aschenbestandtheile zufällt. Ferner lehrt die Anhäufung von Salpeter u. s. w., dass nicht die ganze Masse eines nothwendigen Elementes weitgehend umgesetzt wird. Jedoch ist eine jede Ansammlung, ist das Wahlvermögen der Pflanze stets durch irgend einen Umsatz oder durch irgend eine Bindung bedingt und schon desshalb ist die superoptimale Aufnahme eines nothwendigen, sowie die auswählende Aufnahme eines entbehrlichen Elementarstoffes immer ein physiologisches Problem (§ 22).

Die wirklich unentbehrlichen Elemente werden ohne Frage im Protoplasten zu functioniren haben und vorraussichtlich in dessen Aufbau mit betheiligt sein. Das trifft sicher zu für S, der zur Constitution der Proteinstoffe gehört, von denen die Nucleine u. a. sehr phosphorreiche Eiweissverbindungen sind und vielleicht spielt auch Lecithin eine grössere Rolle im Organismus (§ 11). Augenscheinlich werden Phosphorsäure und Schwefelsäure, soweit es sich um nothwendige Functionen handelt, der Hauptsache nach in Verbindungen übergeführt, in welchen sie nicht mehr die Reactionen der Schwefelsäure- und Phosphorsäureionen geben. Denn obgleich sich in der Asche reichlich Sulfate und Phosphate finden, werden deren Reactionen nicht nur im ruhenden Samen, sondern ebenso im Urmeristem und wohl auch in anderen Geweben fast ganz vermisst, wenn den ausserdem gut ernährten Pflanzen eine möglichst geringe Menge von P oder S zur Verfügung gestellt ist[1]). Beim Keimen der Samen werden dann wieder reichlich Phosphorsäure und Schwefelsäure in den zur Mobilisirung u. s. w. dienenden Umsetzungen abgespalten, in welchen auch die Proteinstoffe vielfach bis zur Bildung von Amiden oder sogar von Ammoniak zertrümmert werden.

In analoger Weise tritt auch Fe in organische Bindung und es ist nicht zu bezweifeln, dass gleiches für K und Mg zutrifft. Darauf deutet schon hin, dass beide Elemente (in gleicher Weise wie N und P) in jugendlichen, also protoplasmareichen Organen und ebenso in jedem isolirten Protoplasten relativ reichlich vertreten sind. Zudem wird aus den abgetödteten Zellen nicht die ganze Menge des K durch Wasser ausgezogen, obgleich das K mit den vorkommenden Säuren lösliche Salze bildet. Ferner scheinen in Krystalloiden jedoch auch anderwärts Verbindungen von Eiweisskörpern mit Mg, aber wohl auch mit Ca vorzukommen.

Angedeutet ist schon, dass die Aschenelemente, so gut wie C oder N zur

1 Schimper, Flora 1890, p. 223; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 475.

Constituirung ganz verschiedener Verbindungen nutzbar gemacht werden können und wohl zumeist auch nutzbar gemacht werden. Desshalb sind Aschenbestandtheile nicht allein im Protoplasten, sondern auch im Zellsaft, theilweise auch in der Zellwand zu finden. Auch werden neben der Verbindung der Basen mit organischen Säuren voraussichtlich Vereinigungen mit Kohlenhydraten oder anderen Körpern vorkommen. Der löslichen Salze von K und Mg mit organischen und anorganischen Säuren bedient sich aber in der That die Pflanze vielfach zur Erzielung des Turgordruckes (§ 24). Dabei wirken freilich andere Stoffe mit und es wurde schon hervorgehoben (§ 73), dass gerade in solchen Vorgängen, die als Hilfsmittel im Dienste des lebensthätigen Protoplasten functioniren, eine Vertretung der nothwendigen Aschenbestandtheile sehr wohl zulässig erscheint. In der That werden in manchen Pflanzen je nach den Culturbedingungen Na und Ca gar nicht oder reichlich im Zellsaft gefunden, in dem diese Elemente unbedingt dann substituirend eintreten, wenn die osmotische Gesammtenergie durch die Summe der löslichen Salze von Na und Ca nicht modificirt wird.

Sicherlich functionirt aber Ca noch in anderer Weise in denjenigen Pflanzen, welche dieses Element bedürfen. Falls, wie es scheint, Ca in dem Urmeristem fehlen kann, so ist erwiesen, dass Ca auch in diesen Pflanzen nur in secundären Functionen nöthig ist, gleichviel ob es sich um Festlegung von Oxalsäure, um Mitwirkung bei dem ferneren Wachsen und bei der Umbildung der Zellwände, oder um andere Vorgänge handelt. Natürlich ist damit wohl vereinbar, dass das zur Verfügung stehende Ca auch im Protoplasten zu verschiedenen Zwecken nutzbar gemacht wird.

Eine Analyse der ganzen Pflanze kann überhaupt nur bis zu einem gewissen Grade Aufschluss über die in dem lebendigen Organismus vorhandenen Verbindungen geben. Denn mit dem Tode der Zelle treffen die zuvor räumlich getrennten Stoffe zusammen und Fällungen, Färbungen u. s. w. kennzeichnen direct die sich nunmehr vollziehenden Umsetzungen und Zersetzungen. Dieser und anderer Umstände halber vermag die makrochemische Analyse überhaupt nicht exact die in der lebenden Pflanze bestehenden Verbindungen zu charakterisiren, unter denen aller Wahrscheinlichkeit nach gerade auch solche eine hervorragende Rolle spielen, die mit der Aufhebung der in der lebendigen Zelle gebotenen Existenzbedingungen mehr oder minder weitgehende Veränderungen erfahren (§ 7, 11). Uebrigens ermöglichen andererseits die organischen Verbindungen der Phosphorsäure oder auch von Mg und Ca, dass diese Elemente in einer neutralen oder akalkischen Lösung vereint sein können, ohne dass eine Ausfällung von Phosphaten eintritt.

Jedenfalls ist es immer eine schwierige Aufgabe, für ein Element genau die wahre Bedeutung und die speciellen und generellen Functionen zu präcisiren, die keineswegs ohne weiteres durch denjenigen Erfolg verrathen werden, den die Entziehung des Elementes zur Folge hat. Denn bei der innigen Verkettung des ganzen Getriebes werden durch die Sistirung oder die abnorme Gestaltung einer einzelnen Thätigkeit alle übrigen Functionen in Mitleidenschaft gezogen (§ 4), und so gestaltet sich vielleicht gerade eine Reaction besonders auffällig, in welche das fragliche Element direct gar nicht eingreift. So wird, um ein Beispiel zu nennen, mit jeder Sistirung des Wachsthums und des Consums die Wanderung der Kohlenhydrate regulatorisch eingeengt. Sofern also der Chlorophyllapparat

weiter functionirt, muss es zu einer Stauung der Assimilate in den Blättern kommen, gleichviel ob die Hemmung des Wachsthums durch Mangel von K, P oder durch andere Ursachen veranlasst ist. Ferner ist das Chlorophyll eisenfrei und es ist bis dahin noch nicht aufgeklärt, in welcher Weise die Chlorophyllbildung durch Entziehung des Eisens unterdrückt wird.

Schon die correlative Verkettung im Organismus bringt es mit sich, dass, wie § 3 betont wurde, ein Element in vielfacher Hinsicht auslösende Wirkungen erzielt. Unrichtig aber würde es sein, in Reizwirkungen[1]) die ausschliessliche Bedeutung der Aschenbestandtheile zu suchen, die ausserdem mit ihren Affinitäten direct eingreifen und für den Bau des Organismus unentbehrlich sind. Zur Erreichung dieser und anderer Ziele wird im allgemeinen die Betriebsenergie durch Zertrümmerung von Kohlenstoffverbindungen gewonnen, da die Aschenbestandtheile zumeist in nicht weiter oxydablen Verbindungen in den Organismus aufgenommen werden. Indess wird von einzelnen Organismen die Oxydation von anorganischen Körpern zur Gewinnung der Betriebsenergie nutzbar gemacht, wie die früher (§ 63) besprochenen Nitro- und Schwefelbacterien lehren.

In gleichem Maasse wie der Kohlenstoff ist kein anderes Element zu den mannigfachsten molecularen Verkettungen befähigt und so ist es wohl begreiflich, dass unter den auf unserem Planeten herrschenden Bedingungen gerade der Kohlenstoff gleichsam zum Angel- und Drehpunkt der zum Aufbau und Betrieb des Organismus dienenden Verbindungen benutzt wurde. Daneben konnten begreiflicher Weise nur solche Elemente generelle Bedeutung gewinnen, die überall zur Verfügung stehen und standen. Indess hat die allgemeine Verbreitung und die stetige Aufnahme des Na in die Pflanze nicht dahin geführt, dass dieses Element dem Organismus unentbehrlich wurde. Dasselbe gilt für das verbreitetste aller Elemente, für das Si, dessen geringere Löslichkeit bekanntlich nicht hindert, dass es sehr reichlich in die Pflanzen eintritt.

Warum sich die Ansprüche der Organismen gerade in der besprochenen Weise ausbildeten und warum also nur gewisse der stets zur Verfügung stehenden Elemente nothwendig sind, ist derzeit nicht zu erklären. Aus den uns bekannten chemischen und physikalischen Eigenschaften der Elemente und ihrer Verbindungen, aus der Stellung im periodischen System, aus Atom- und Moleculargewicht, aus Dissociation, aus Wanderfähigkeit der Ionen, aus osmotischer Wirkung u. s. w. kann dieser physiologische Erfolg nicht deducirt werden[2]). Wenn gelegentlich darauf hingewiesen ist, dass keines der Elemente mit hohem Atomgewicht unentbehrlich ist, so wurde dabei nicht gebührend berücksichtigt, dass diese Elemente sich keiner allgemeinen Verbreitung erfreuen. Falls übrigens Cs das K vertreten kann, würde thatsächlich ein Element mit höherem Atom-

1) Diese wiederholt geäusserte Auffassung wurde in jüngerer Zeit von Gustavson (Bot. Jahresb. 1882, p. 38) vertreten.

2) Vgl. Errera, Malpighia 1886; Sestini, Versuchsstationen 1886, Bd. 32, p. 197; Benecke, Bericht d. Bot. Ges. 1894, Generalvers. p. (115). Nägeli (Botan. Mitthlg. 1881, Bd. 3, p. 466). Der Versuch, die physiolog. Unterschiede der Alkalien u. Erdalkalien aus der ungleichen Verwandtschaft der Salze zum Wasser zu erklären, bedarf um so weniger Berücksichtigung, als die Prämissen über den Nährwerth der Elemente, von denen Nägeli ausging, zum Theil irrig sind.

gewicht (133) befähigt sein, in gewissen Organismen wichtige Functionen im eigentlichen Lebensgetriebe zu übernehmen. Ausserdem liegt das Atomgewicht der nothwendigen und der häufigeren, aber nicht nothwendigen Elemente zwischen dem Atomgewicht des Fe (56) und des H (1).

Eisen. — Der Mangel von Fe wird bei chlorophyllführenden Pflanzen durch das Unterbleiben des Ergrünens in sehr auffälliger Weise bemerklich. Doch ist das Fe nicht allein in dieser Partialfunction betheiligt, vielmehr nach den Erfahrungen an Pilzen für alle Pflanzen unentbehrlich. Da zudem das Molecül des Chlorophyllfarbstoffes nach Molisch[1]) kein Eisen enthält, so ist die unterbleibende Ausbildung dieses Farbstoffes vielleicht nur eine Folge der pathologischen Verhältnisse, die durch den Mangel an Fe herbeigeführt werden. Soviel ist wenigstens bekannt, dass krankhafte Veränderungen in eisenhaltigen Pflanzen eine allgemeine oder locale Unterdrückung des Ergrünens herbeiführen können. Augenscheinlich wird aber ein kleines Quantum Fe in der Pflanze in organische Verbindungen übergeführt und nimmt in solcher Form voraussichtlich am Aufbau des Protoplasten, also vielleicht auch der Chloroplasten Theil. Wenn es richtig ist, dass das Fe speciell nur aus den Verbindungen mit Nucleinen durch verdünnte Salzsäure nicht ausgezogen wird, so dürfte das Fe nach den Erfahrungen an Samen u. s. w.[2]) gerade in der Form von Nucleinverbindungen eine Hauptrolle in der Pflanze spielen, aus welcher die Thiere die für sie nothwendigen organischen Eisenverbindungen beziehen[3]).

Die Nothwendigkeit des Fe für Aspergillus, Penicillium und andere Pilze wurde erst von Molisch[4]) sicher gestellt, dem es freilich trotz aller Sorgfalt nicht gelang durch Entziehung des Fe die Pilzvegetation gänzlich zu unterdrücken. Es erklärt sich das aus dem ansehnlichen Erfolg, den schon eine minimale Menge dieses Elementes hervorruft, und so ist es wohl begreiflich, dass verschiedene Forscher (vgl. Molisch) aus ihren Versuchen auf Entbehrlichkeit des Fe schlossen. Molisch hat indess übersehen, dass ausserdem eine weitere Zufuhr eines Eisensalzes eine Vermehrung der Ernte durch die schon § 73 besprochene Reizwirkung hervorruft. Diese tritt auch ein, wenn bei minimaler Eisengabe ein wenig Co, Zn, Mn u. s. w. an Stelle von Fe hinzugefügt wird, ein Erfolg, aus dem zugleich hervorgeht, dass die im Minimum vorhandene Eisenmenge genügte, um das nothwendige Bedürfniss zu decken[5]). In diesem können Mn, Co, Ni, überhaupt andere Elementarstoffe das Fe nicht vertreten

1) Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen 1892, p. 81.

2) Petit, Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 246. Ueber eisenhaltige Nucleine vgl. Neumeister, Physiol. Chem. 1893, I, p. 40. — Bei Molisch, der früher allgemein organ. Eisenverbindungen nachzuweisen glaubte, ist ein durch die Reagentien herbeigeführter Irrthum unterlaufen. Es ist desshalb fraglich, ob organische Eisenverbindungen in der Pflanze bis dahin auf mikrochemischem Wege erkannt wurden. Vgl. Molisch, Bericht d. Bot. Ges. 1893, p. 73, u. C. Müller, ebenda p. 259. Ferner Macallum. Bot. Centralbl. 1893, Bd. 55, p. 188.

3) Neumeister, l. c., p. 311.

4) Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen 1892, p. 105; Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1894, Bd. 103, Abth. I, p. 556; Benecke, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895. Bd. 28, p. 526.

5) Desshalb wird durch die Versuche Raulin's (Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér., Bd. 11, p. 224) die Nothwendigkeit des Fe nicht sicher gestellt, da nur eine

(Molisch l. c. p. 562). Dasselbe gilt für höhere Pflanzen, in welchen bei Eisenmangel die Chlorophyllbildung unterbleibt, wenn der Pflanze Salze von Mn[1]), Ni[2]) oder Al[3]) geboten sind.

Die Unentbehrlichkeit des Fe in höheren Pflanzen wurde von Eusèbe Gris[4]) entdeckt. Es ist in der That leicht zu constatiren, dass Fe zum Ergrünen nothwendig ist. Erzieht man in eisenfreier Lösung aus möglichst eisenfreien Samen z. B. Mais oder Buchweizen, so ergrünt das normal gestaltete dritte oder fünfte Blatt nur noch schwach, das folgende Blatt gar nicht mehr (Fig. 61, p. 412). Setzt man dann einige Tropfen Eisenchlorid zur Lösung, so wird bei lebhafter Transspiration schon nach 2—3 Tagen das Ergrünen bemerklich, das in den zuleitenden Bahnen, von den Rippen aus fortschreitet[5]). Uebrigens kann, wie schon Gris zeigte, das Ergrünen auch durch vorsichtiges Bestreichen der chlorotischen Blätter mit sehr verdünnter Eisenlösung hervorgerufen werden. Eine Heilung gelingt freilich immer nur dann, wenn das Blatt nicht allzu lange in dem krankhaften Zustande verweilte, in welchem sich zunächst farblose Chloroplasten ausbilden, die weiterhin deformirt werden[6]).

So weit bekannt, vermag die Pflanze alle aufnehmbaren Eisensalze, auch Ferrocyankalium[7]) auszunutzen. Da aber der Humusboden die Eisensalze zersetzt[8]), so ist die Zugabe einer grösseren Menge von Eisensalz nothwendig, um die Aufhebung einer Chlorose zu erreichen. Auch ist leicht zu verstehen, warum bei zu langsamer Zuführung von Fe schnell wachsende Triebe zuweilen ein chlorotisches Stadium durchlaufen, wie das besonders beim Austreiben von Topfpflanzen nicht selten zu sehen ist[9]).

Andererseits wird in manchen Pflanzen, in Lemna trisulca, in Trapa natans u. s. w. Fe in grosser Menge aufgespeichert (vgl. Wolff, Aschenanlysen) oder bei anderen eine Incrustation mit Eisenoxyd erreicht (§ 23). Wenn es sich hierbei im allgemeinen um eine unnöthige Anhäufung dreht, so ist es doch nicht unmöglich, dass einzelnen Mikroorganismen die Oxydation von Eisen-

---

Zunahme der Pilzernte mit vermehrter Zugabe von Eisen constatirt wurde. Andererseits ist Wehmer (Beiträge z. Kenntniss einheimischer Pilze 1895, Heft 2, p. 159) mit Unrecht geneigt, in dieser Reizwirkung des Fe dessen einzige Bedeutung zu sehen. — (Vgl. Richards, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 674).

1) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 144. Ebenso Birner u. Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 140, u. Wagner, ibid. 1871, Bd. 13, p. 72. (Bertrand, Compt. rend. 1897, Bd. 124, p. 1032).

2) Risse in Sachs, Experimentalphys. p. 145.

3) Knop, Kreislauf d. Stoffes 1868, p. 614.

4) E. Gris, D. l'action d. compos. ferrug. s. l. végétation 1843 u. 1844. Mittheil. darüber in Compt. rend. 1844—47. Weiterhin bestätigt von Salm-Horstmar, Vers. über d. Ernährung d. Pflanzen 1856, p. 8 u. 17; A. Gris, Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV. sér., Bd. 7, p. 201 u. a.

5) Bei Phaseolus multiflorus sind völlig weisse Blätter nur zu erhalten, wenn die Cotyledonen entfernt werden, Molisch 1892, l. c. p. 92.

6) Zimmermann, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. 1893, I, p. 53. — Ob u. in welcher Weise etwa Eisensalze die Bildung blauer Blüthen bei Hortensia begünstigen, ist noch unbekannt. Vgl. Hoffmann, Bot. Ztg. 1875, p. 622; Unters. über d. Variation 1877, p. 20 (Molisch, Bot. Ztg. 1897, p. 49).

7) Knop, Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig 1869, Bd. 25, p. 8; Wagner, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 74.

8) Ueber Schädlichkeit von Eisensalzen im Boden vgl. Sachsse, Agriculturchem. 1888, p. 505; Thomson, Beibl. z. botan. Centralbl. 1833, III, p. 497; Petit, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 146.

9) Sachs, Arbeit. d. Botan. Instit. zu Würzburg 1888, Bd. III, p. 433.

oxydul oder andere die Reduction von Eisensalzen für den Betrieb oder für andere Functionen nutzbar machen (§ 63). Abgesehen hiervon dürfte das Eisenbedürfniss vollkommen gedeckt sein, wenn in der Asche nur 0,2 Proc. Fe enthalten sind. Für eine ausgewachsene Maispflanze, die bei 200 g Trockensubstanz 8 g Asche hinterlässt, würden dann 0,016 g Fe ausreichen, und einem Hectar würden immerhin nur 0,4 kg Fe entnommen, wenn demselben mit der Ernte 200 kg Aschenbestandtheile entzogen werden.

Phosphor. Dieser ist mit Rücksicht auf die Verkettung mit Proteinstoffen (in Nucleinen steigt der P bis zu 6 Proc.) unter allen Umständen unentbehrlich (p. 417; § 11). Jedoch ist unbekannt, inwieweit der P noch anderweitig Bedeutung im Organismus gewinnt. Wir wissen z. B. nicht, ob die in der Pflanze verbreiteten Lecithine[1]) durch Anlagerung an Proteinstoffe, oder bei dem Umsatz von Fetten oder in anderer Weise eine Rolle spielen. In den Lecithinen, in den Proteinstoffen, ferner in den im Samen als Reserve deponirten Globoiden[2]) befindet sich der P in einer organischen Verbindung, die mit ammoniakalischer Magnesialösung sowie mit Molybdänsäure keine Fällung giebt. Indess werden mit der Zertrümmerung der Proteinstoffe, überhaupt im Stoffwechsel vielfach wieder reagirende Phosphate gebildet, die in manchen Pflanzen in erheblicher Menge gespeichert sind[3]). Diese Salze sind in der lebenden Zelle der Regel nach gelöst, können aber bei dem Absterben eine Ausscheidung von Calcium- oder Magnesiumphosphat verursachen[4]).

In allen bis dahin untersuchten Fällen hat sich die gewöhnliche Phosphorsäure als ein guter Nährstoff erwiesen und da Orthophosphorsäure leicht aus Pyro- und Metaphosphorsäure entsteht, so wird ohne Frage auch durch diese das Bedürfniss der Pflanze gedeckt[5]). Unmöglich ist es indess nicht, dass bestimmte Pflanzen organische Verbindungen des P bedürfen oder bevorzugen (§ 64). Jedenfalls verstehen es Pilze, ihren Phosphorbedarf aus Eiweisskörpern zu entnehmen, und durch Lecithin[6]) konnte auch die Haferpflanze einigermaassen versorgt werden. Die niederen Oxydationsstufen des P sind für die höheren Pflanzen zwar nicht schädlich, werden aber von ihnen nicht assimilirt[7]). Wie zu erwarten, kann der P nicht durch As oder B[8]) ersetzt werden.

---

1) Ueber Vorkommen von Lecithinen vgl. E. Schulze u. Frankfurt, Versuchsst. 1894, Bd. 43, p. 308. Ueber die Neigung zur Anlagerung an Proteinstoffe siehe Neumeister, Physiol. Chem. 1893, I, p. 41. Vermuthlich wird auch Glycerinphosphorsäure gelegentlich in Pflanzen auftreten. Von dieser oder einem Lecithine rührt wohl auch der oft nicht unerhebliche Phosphorgehalt in Fetten her.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 465. Es gelang mir an diesen Globoiden auch mikrochemisch die PO_4H_3 und ihre organische Bindung nachzuweisen. Vgl. auch E. Schulze u. Winterstein, Zeitsch. f. physiol. Chem. 1896, Bd. 22, p. 90. Ueber mikrochemischen Nachweis der PO_4H_3 siehe ferner Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 51; Raciborzki, Bot. Ztg. 1893, p. 245 und die hier verzeichnete Lit.; Polacci, Malpighia 1894, Bd. 8.

3) Schimper, Flora 1890, p. 222.

4) Vgl. z. B. Zimmermann, Mikrotechnik 1892; Hansen, Flora 1889, p. 441; Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure 1889, p. 155. Ueber Calciumphosphat in lebenden Zellen vgl. Zimmermann, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. 1893, p. 310. — Ueber Lösung des Calciumphosphats siehe Vaudin, Annal. d. l'Institut Pasteur 1895, Bd. 9, p. 636.

5) So gefunden bei Düngungsversuchen von Eggertz u. Nilson, Centralbl. f. Agriculturchem. 1893, p. 378.

6) Stocklasa, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 64.

7) Knop, in Blomeyer's Bericht v. landwirth. Institute zu Leipzig 1881, p. 21, 51; Ville, Compt. rend. 1861, Bd. 53, p. 822.

8) Knop, l. c.; Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1896, Bd. 105, Abth. I,

Natürlich sind nur aufgeschlossene und aufschliessbare Phosphate der Pflanze zugänglich. Wichtig ist, dass z. B. Calciumphosphat schon durch Kohlensäure genügend gelöst wird, um selbst in einer Wassercultur den ansehnlichen Bedarf an P zu decken. In einer Wassercultur tritt aber, wenn das abgesetzte Eisenphosphat nicht aufgerührt wird, leicht Bleichsucht ein (§ 73). Bei der Beziehung zu den Proteinstoffen nimmt im allgemeinen mit diesen auch der P zu, doch ist das Verhältnis von N und P aus naheliegenden Gründen in weiten Grenzen variabel[1]).

Schwefel. Der S gehört zur Constitution der meisten Proteinstoffe, die durchschnittlich nur 0,3—2,4 Proc., also weniger als P enthalten. Zwar kommt ausserdem der S im Senföl und in gewissen anderen Verbindungen vor, indess lässt sich aus diesen Erfahrungen nicht entnehmen, ob er noch anderweitige generelle Bedeutung im Stoffwechsel hat. Ebenso wie beim P findet sich ein gewisser, in Samen zuweilen der grösste Theil des S in organischer Verbindung, in der er mit Barytsalzen keinen Niederschlag giebt[2]). Im Stoffwechsel werden aber vielfach Zerspaltungen bis zu reagirenden Sulfaten durchgeführt[3]). Ferner werden durch gewisse Bacterien SH_2 und S erzeugt (§ 102), die beide in Beggiatoa für den Betrieb des Organismus nutzbar gemacht werden[4]).

Einzelne Organismen verwenden also auch S und SH_2[5]), doch scheint für die höheren Pflanzen nur die Schwefelsäure gut assimilirbar zu sein. Die Schimmelpilze eignen sich indess den S auch aus schwefligsauren und unterschwefligsauren Salzen[6]) an, die in genügender Verdünnung nicht giftig wirken. Von organischen Verbindungen scheinen Taurin und Isäthionsäure von niederen und höheren Pflanzen assimilirt zu werden und gleiches dürfte für manche andere Sulfosäuren gelten. Dagegen konnte Nägeli mit Sulfoharnstoff und Rhodanammonium Pilze nicht versorgen.

Die Alkalien. Nach den übereinstimmenden Erfahrungen verschiedener Forscher[7]) ist bei Phanerogamen das K durch kein anderes Alkali ersetzbar und es ist, wie p. 404 mitgetheilt wurde, nur noch zweifelhaft, ob bei Pilzen K durch Rb oder Cs total vertreten werden kann. Denn dass für K nicht Na, Li oder NH_4 substituirt werden können, hat sich in gleicher Weise in den Versuchen von Nägeli, Molisch und Benecke ergeben. Speciell die Lithiumsalze üben auf höhere und niedere Pflanzen schon bei ziemlicher Ver-

---

p. 642. Die von Bouilhac (Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 929) behauptete Ersetzbarkeit durch Arsensäure ist somit irrig. Schleiden's (Grundz. d. wiss. Bot. 1845, II. Aufl., Bd. 2, p. 469) Annahme der Assimilirbarkeit des Phosphorwasserstoffs ist ohne Belang.

1) Lit. bei Ad. Mayer, Lehrb. d. Agriculturch. 1895, IV. Aufl., p. 264.

2) Schimper, Flora 1890, p. 222; Berthelot u. André, Compt. rend. 1891, Bd. 112, p. 122.

3) Tammann, Zeitschrift f. physiol. Chem. 1885, Bd. 9, p. 417; E. Schulze, Landwirth. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 118. Vgl. § 80.

4) Winogradsky, Bot. Ztg. 1887, p. 489. Vgl. § 63.

5) Ueber die Schädlichkeit des Calciumsulfids für höhere Pflanzen vgl. Fittbogen, Landw. Jahrb. 1884, Bd. 13, p. 755. Nach Loew (Biol. Centralbl. 1891, Bd. 11, p. 277) wird von Spirogyra Methylsulfid assimilirt.

6) Nägeli, Bot. Mitthlg. 1881, Bd. 3. p. 459. Phanerogamen können nach Birner und Lucanus (Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 152) aus schwefligsauren Salzen ihren Bedarf nicht decken. Nach Knop (l. c. 1881, p. 31, 51) ernährt auch Unterschwefelsäure nur unvollkommen.

7) Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 146; Nobbe, ebenda 1871, Bd. 13, p. 399; Loew, ebenda 1878, Bd. 21, p. 389.

dünnung eine schädigende Wirkung aus[1]). Eine solche kommt aber in keiner Weise den Salzen des Na zu, das sich in der Natur allgemein und zuweilen sogar reichlicher als K in den Pflanzen findet. Dessen ungeachtet gedeihen Hafer, Roggen Buchweizen[2]) u. s. w. und selbst typische Salzpflanzen bei Ausschluss von Natronsalzen. Denn Salsola kali wurde von Cadet de Gassincourt[3]), Salsola und Glaux von Wiegmann und Polstorff[4]), Psamma arenaria von Weigelt[5]) in dieser Weise erzogen. Besonders in den Experimenten des letztgenannten Forschers war jedenfalls der Gehalt an Na, dessen völliger Ausschluss bei Verwendung von Glasgefässen überhaupt nicht gelingen wird, auf ein Minmum reducirt.

Vermuthlich ist das K in irgend einer Verbindung am Aufbau des Protoplasten mitbetheiligt (p. 417). Jedenfalls ist K analog wie N, P und auch Mg verhältnissmässig reichlich in jugendlichen Organen[6]) und ferner im Verband mit ruhenden und wandernden Reservestoffen zu finden. Wohl möglich, dass das K auch innigere Beziehungen zu den Kohlenhydraten unterhält, ohne dass sich darüber etwas bestimmtes sagen lässt. Denn wenn bei Mangel von K die Stärke aus den beleuchteten Blättern schwindet, so kann dieses eine der vielen Folgen des herbeigeführten pathologischen Zustandes sein. Solche Erfahrungen beweisen also nicht, dass das K, wie Liebig[7]) und Nobbe annehmen, speciell mit der Translocation der Kohlenhydrate betraut ist. Mit Rücksicht auf die correlativen Beeinflussungen im Gesammtgetriebe ist es auch nicht auffällig, dass sich in Versuchen Nobbe's[8]) die Stärke in den Blättern übermässig anhäufte, wenn der Buchweizen bei Ueberwiegen von schwefelsaurem und phosphorsaurem Kalium nur kümmerlich gedieh, sowie dass ein analoges Resultat bei dieser und bei anderen Pflanzen auch bei anderen Nährstoffmischungen und Culturbedingungen[9]) beobachtet wurde.

Das K wird sehr gewöhnlich über das nothwendige Bedürfniss hinaus angehäuft und oft reichlich in Form verschiedener Salze (Nitrat, Oxalat u. s. w.) gefunden. Doch dürfte es in dieser Hinsicht entbehrlich oder substituirbar sein (p. 418). Auch ist es nicht wahrscheinlich, dass für die Erhaltung des Turgors im Urmeristem gerade Kaliumsalze unentbehrlich sind. Bei der Löslichkeit der Salze des K ist es begreiflich, dass dieses Element und ebenso das Na, aus den absterbenden Geweben weitgehend entführt wird.

---

1) Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 399; Gaunersdorfer, ebenda 1887, Bd. 34, p. 175. Für Pilze Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 507. Ueber Vorkommen von Li in Pflanzen vgl. Focke, Bot. Ztg. 1873, p. 94. Auch Rb wurde in einigen im Freien erwachsenen Pflanzen nachgewiesen. Wo Rb geboten ist, wird es ebenso wie Cs reichlich aufgenommen.

2) Vgl. Nobbe, Versuchsstat. 1863, Bg. 5, p. 133 u. 1870, Bd. 13, p. 384; Birner u. Lucanus, ebenda 1866, Bd. 8, p. 165; G. Wolff, ebenda 1868, Bd. 10, p. 371.

3) Cadet de Gassincourt, Journal de pharmacie 1818, p. 381.

4) Wiegmann u. Polstorff, Ueber die anorgan. Bestandtheile d. Pflanzen 1842, p. 42. — Vgl. auch Hoffmann, Bot. Ztg. 1877, p. 294.

5) Weigelt, Berichte über d. Verhandlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1869. Bd. 21, p. 19.

6) Schon bemerkt von Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 285. Vgl. ferner Schimper, Bot. Ztg. 1888, p. 102 u. Flora 1890, p. 227, 1261.

7) Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung a. Agricult. u. s. w. 1876, IX. Aufl., p. 97.

8) Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 321; Schimper, l. c. 1890, p. 247.

9) Vgl. z. B. Brasch u. Rabe, Bot. Jahresb. 1876, p. 889; Knop u. Dworzak, Bericht d. sächs. Gesell. d. Wissenschaft zu Leipzig 1875, p. 53; Lüpke, Landwirth. Jahrb. 1888, Bd. 17, p. 912.

Chlor. In geringer Menge ist Cl in jeder Pflanze vorhanden und nicht wenige, und zwar nicht allein typische Salzpflanzen sind geneigt, grössere Mengen von Chlormetallen in sich anzusammeln[1]). Diese und andere Pflanzen gedeihen indess, wenn zugleich mit dem Na das Cl sehr weitgehend reducirt ist (vgl. die bei Na citirte Literatur), indess dürfte bis dahin noch keine absolut chlorfreie Pflanze erzogen sein. Da nun in Wassercultur der Ausschluss von Cl zumeist eine erhebliche Benachtheiligung der Entwickelung zur Folge hat[2]), so werden kritische Studien zu entscheiden haben, ob eine minimale Menge dieses Elementes unentbehrlich ist, oder ob das Cl vielleicht nur unter bestimmten Culturbedingungen begünstigend wirkt. Ein solcher Einfluss ist sehr wohl möglich, sei es, dass gerade Chlormetalle für die physiologische Verarbeitung besonders geeignet sind oder dass durch deren Gegenwart die saure Reaction der Nährlösung conservirt wird (§ 23), oder dass sie in irgend einer anderen Weise die Entwickelung begünstigen und beschleunigen. Eine solche beschleunigende Reizwirkung wird in der That durch viele ganz unnöthige Stoffe ausgeübt (§ 73), und wenn auch geringe Mengen von Chlornatrium u. s. w. nicht giftig sind, so sollen sie doch ebenfalls eine Steigerung der Milchsäuregährung erzielen[3]). Die Begünstigung der Entwickelung von Schimmelpilzen durch Chlormetalle beruht vielleicht auf einer Herabdrückung der Production von Oxalsäure[4]), die wieder nur bedingungsweise eine hemmende Rückwirkung geltend macht. Möglich also, dass bei Cultur in Humusboden u. s. w. Cl für höhere Pflanzen ohne Nutzen, oder dass derselbe begünstigende Einfluss durch ein anderes Element erreichbar ist. Bis dahin ist nicht einmal entschieden, ob Br oder J einen ähnlichen Einfluss ausüben wie Cl. Bei genügender Verdünnung wirkt Bromkalium[5]) nicht schädlich und dasselbe trifft auch für Jodkalium zu, durch welches nach Dircks die Pflanzen leichter geschädigt werden.

Speciell für die typischen Meerespflanzen ist, wie schon p. 408 ausgesprochen wurde, noch nicht entschieden, ob nur die osmotische Leistung des NaCl oder auch specifische Wirkungen dieses Salzes in Betracht kommen. Trifft letzteres zu, so wird dann weiter zu ermitteln sein, inwieweit Cl oder Na für die Erfolge verantwortlich zu machen ist, die sich auch bei Landpflanzen in Gestaltung, assimilatorischer Thätigkeit u. s. w. bemerklich machen (p. 415).

Die alkalischen Erden. In Anschluss an das bereits Gesagte bedarf es hier nur noch einiger historischer und ergänzender Bemerkungen. Die gleichzeitige Nothwendigkeit von Ca und Mg für Phanerogamen wurde bereits durch Salm-Horstmar (p. 565) constatirt und fernerhin in zahlreichen Untersuchungen durch andere Forscher bestätigt. In jüngster Zeit (1894) wurde dann gleichzeitig durch Molisch und Benecke sicher gestellt, dass Pilze, ebenso

1) Vgl. die Aschenanalysen bei Wolff, l. c. Ferner z. B. Mangin, Compt. rend. 1883, Bd. 96, p. 80 u. die p. 415 citirte Litteratur.

2) Z. B. Nobbe, Versuchsstationen 1865, Bd. 7, p. 371 u. 1870, Bd. 13, p. 394; Beyer, ebenda 1869, Bd. 11, p. 262; Wagner, ebenda 1871, Bd. 13, p. 128; Aschoff, Landwirth. Jahrb. 1890, Bd. 19, p. 113. — Nach Knop u. Dworzak (Ber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1875, p. 61) kam Mais in chlorfreier Nährlösung zu ganz normaler Entwickelung.

3) Richet, Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 1494.

4) Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 374.

5) Dircks, Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1869, p. 20; Knop, ebenda 1885, p. 44. — Loew, Flora 1892, p. 374.

gewisse Algen, nur Mg bedürfen (vgl. p. 404). Allerdings waren schon zuvor Hefe von Ad. Mayer[1]), Aspergillus von Raulin[2]), Mycoderma vini von Winogradsky[3]) ohne Ca erzogen. Jedoch liessen diese Erfahrungen auch wohl eine andere Interpretation zu, nachdem Nägeli[4]) irriger Weise für Pilze eine gegenseitige Vertretung aller alkalischen Erden behauptet hatte. Offenbar müssen aber die zu Grunde liegenden Versuche von Loew sehr mangelhaft ausgeführt worden sein, da bei exactem Arbeiten die Nothwendigkeit des Mg sich leicht ergiebt. Dieses Element kann auch nicht, wie Molisch und Benecke fanden, durch Ba, Sr, Be, Zn, Cd vertreten werden, die ebenso das Ca in denjenigen Pflanzen nicht ersetzen, für die Ca unentbehrlich ist[5]).

Die physiologische Ungleichwerthigkeit von Ca und Mg tritt auch in dem Verhalten der beiden Elemente in höheren Pflanzen hervor. Denn während sich für Mg im wesentlichen eine ähnliche Vertheilung und Ausnutzung ergiebt wie für K, tritt das Ca gerade in jugendlichen Geweben und ferner da zurück, wo die Aschenbestandtheile in den Reservemagazinen thunlichst eingeschränkt sind. Dagegen nimmt in den ausgewachsenen Organen sehr gewöhnlich der Gehalt an Ca relativ und absolut in erheblichem Maasse zu. Dieser Ueberschuss ist zumeist nicht für die fernere Verwendung und Wanderung bestimmt und bleibt zum guten Theil in den absterbenden Organen fixirt (§ 107). Allbekannt ist dieses für die oft sehr ansehnliche Ausscheidung von Calciumoxalat, doch wird z. B. auch in den Zellwandungen Calcium zumeist und zuweilen (wie in den Cystolithen) Calciumcarbonat sogar in sehr grosser Menge gefunden (§ 23)[6]). Indess fehlen auch im Inneren der Zelle gelöste Kalksalze nicht[7]), auch nicht in Pilzen, und es ist wohl möglich, dass das Ca, wo es zur Verfügung steht, in allen Pflanzen in die den Protoplasten aufbauenden Verbindungen mit einbezogen wird.

Diese und andere Verwendungen des Ca sind nach den Erfahrungen an Algen und Pilzen zwar nicht von genereller Bedeutung, wohl aber mögen sie in bestimmten Pflanzen derart für einzelne Specialfunctionen dienstbar gemacht sein, dass diese mit dem Mangel an Ca zum Stillstand kommen oder abnorm verlaufen. Dadurch kann aber in Folge der correlativen Verkettungen sehr wohl die Gesammtthätigkeit derart in Mitleidenschaft gezogen werden, dass eine Entwickelung der Pflanze unmöglich ist. Ob etwa in solchem Sinne Verbindungen des Ca mit der Zellwandsubstanz in Betracht kommen, ist unbe-

---

1) Ad. Mayer, Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 44.

2) Raulin, Annal. d. scienc. naturell 1869, V. sér., Bd. 11, p. 224.

3) Winogradsky, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 20, p. 167.

4) Nägeli, Botan. Mittheilg. 1881, Bd. 3, p. 461.

5) Nachgewiesen für Ba von Knop, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 143; von Benecke, (Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 195 u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 519) für Sr u. Be, welches letztere nach den irrigen Angaben von Sestini (Botan. Jahresb. 1891, p. 27 das Mg vertreten soll. Für Algen vgl. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 783. — Ueber die partielle Vertretung vgl. p. 405. In der Natur findet sich Ba u. Sr zumeist nicht in Pflanzen, doch wurden beide in einzelnen Fällen nachgewiesen. Beispl. bei Forchhammer, Annal. d. Physik u. Chem. 1855, Bd. 95, p. 84; Boedecker u. Eckhardt, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1856, Bd. 100, p. 294; Dworzak, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 398.

6) Ueber Vorkommen von Calcium vgl. Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure 1889. Auch Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 56.

7) Zu dem Zellsaft von Valonia fand Hansen (Mittheilg. a. d. zoolog. Station zu Neapel 1893, Bd. 11, p. 258) nur Spuren von Ca und kein Mg. Doch kommen beide Elemente in anderen Zellsäften unzweifelhaft vor.

kannt und auf Grund der Entbehrlichkeit des Ca in gewissen Pflanzen nicht zu entscheiden. Selbst wenn dieses Element, wie es scheint, bei Bildung und Wachsthum der Zellwand im Urmeristem nicht mitwirken muss, folgt daraus noch nicht seine Unentbehrlichkeit bei der ferneren Fortbildung und Ausgestaltung der Wandung. Uebrigens bringen es die Cystolithen bei Mangel von Ca nur zur Ausbildung eines Stieles. Bei diesen ist also das Wachsthum an die Herstellung einer Calciumverbindung gekettet, aus der fernerhin Calciumcarbonat entsteht[1]), einer Verbindung, die nach Mangin[2]) ein Calciumpectat sein dürfte. An analoge Beziehungen muss man aber um so mehr denken, als normaler Weise vielleicht in den meisten Zellwänden Calciumverbindungen formirt werden.

Möglicher Weise ist das Ca für bestimmte Pflanzen nöthig, um durch Ausfällung der Oxalsäure die Anhäufung löslicher Oxalate und damit deren giftige Wirkung zu verhindern. Doch kann durch eine solche Function nicht, wie Schimper[3]) annimmt, allgemein die Nothwendigkeit des Ca bedingt sein. Denn Calciumoxalat ist in zahlreichen Pflanzen nicht oder kaum zu finden[4]), und zwar auch in solchen, welche Oxalsäure reichlich produciren und die nach eigenen Erfahrungen durch Darbietung von Kaliumoxalat ebenso leicht geschädigt werden wie andere Pflanzen. Zudem ist es ohnehin wahrscheinlich, dass die Oxalsäure nicht in fest vorgeschriebener Menge, sondern nur in regulatorischer Weise entsteht, also nur insofern, als es die Umsetzung von Ca oder anderen Basen fordert[5]). So ist es wenigstens bei den Pilzen und wenn es z. B. gelingen sollte, bei höheren Pflanzen, denen normal das Calciumoxalat fehlt, dieses durch einen Ueberschuss von Ca zum Erscheinen zu bringen, so würde in diesen Fällen die Ausfällung der Oxalsäure keine Nothwendigkeit sein. Uebrigens wird z. B. in den Mesembryanthemeen (§ 56) die freie Oxalsäure in regulatorischer Weise und also nur bis zu einem nicht schädigenden Grenzwerth gebildet.

Welche Rollen aber das Ca auch spielen mag, jedenfalls wird sein Mangel, sofern dadurch irgendwie Wachsthum und Thätigkeit modificirt wird, auch solche Vorgänge in Mitleidenschaft ziehen, in denen dieses Element direct gar nicht mitzuwirken hat (p. 409, 419, 575). Desshalb fehlt die zwingende Logik allen Schlussfolgerungen, die ohne weiteres aus dem bei Calciummangel eintretenden Enderfolge z. B. eine directe functionelle Bedeutung des Ca bei der Wanderung der Eiweissstoffe oder der Kohlenhydrate oder bei dem Wachsthum der Zellwand ableiten[6]). Ein solcher Schluss wird nicht einmal dadurch zwingend, dass Ca (übrigens auch da, wo es entbehrlich ist) Verbindungen mit Kohlenhydraten und Proteinstoffen eingeht.

Falls das Ca in dem Urmeristem und in den jungen Organen fehlen kann,

---

1) Melnikoff, Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes 1877, p. 32; Kohl, l. c., p. 14. Weitere Lit. vgl. § 23.

2) Mangin, Compt. rend. 1892, Bd. 115, p. 260; Rech. anatom. s. l. composés pectiques 1898, p. 48.

3) Schimper, Flora 1890, p. 246. Vgl. auch Groom, Annals of Botany 1896, p. 95.

4) Kohl, l. c. p. 64.

5) Vgl. § 85, 86; Ferner § 71 in Bezug auf den Zusammenhang mit der Eiweissproduction.

6) Solche Schlüsse u. a. bei Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 328; Raumer u. Kellermann, ebenda 1880, Bd. 25, p. 25; Liebenberg, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1881, Bd. 84, p. 447; Prianischnikow, Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 274; Schimper's Erfahrungen (Flora 1890, p. 247) sprechen nicht für eine directe Abhängigkeit der Translocation der Kohlenhydrate von Ca.

so ist es auch in den höheren Pflanzen nicht für die generellen vitalen Vorgänge, sondern nur für Specialfunctionen nothwendig. In der That vermochte Schimper[1]) in kalkfreien Lösungen es dahin zu bringen, dass in den normal entwickelten jungen Trieben von Tradescantia Selloi auf mikrochemischem Wege Ca nicht mehr nachzuweisen war. Da aber damit die Existenz einer Spur von Ca noch nicht widerlegt ist, so darf die obige Schlussfolgerung derzeit nur eine hohe Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen. Indess reichen die Erfahrungen vollständig aus, um darzuthun, dass Ca nicht in allen Pflanzen nothwendig ist, dass also die Protoplasten nicht nach den Speculationen und Vorschriften von Loew[2]) arbeiten, die ihnen die Unentbehrlichkeit des Ca vorschreiben.

In der Natur wird das allgemein verbreitete Ca der Pflanze der Regel nach in genügender Menge zur Verfügung stehen. Es ist desshalb kein Nachtheil, wenn in den Samen öfters, aber keineswegs immer, nicht soviel Ca enthalten ist, als zur vollen Ausnutzung der Reservestoffe nothwendig ist. In diesem Falle wird also schon die alleinige Zufuhr von Ca eine geförderte Entwickelung der Keimpflanze zur Folge haben[3]). Das schliesst natürlich nicht aus, dass in anderen Organismen unter Umständen schon eine geringe Dosis von Ca oder von einem anderen Salze nachtheilig wirkt[4]).

§ 75. Die entbehrlichen Aschenbestandtheile.

So gut wie die Pflanze von den nothwendigen Elementen mehr als nöthig aufnimmt, vermag sie auch entbehrliche Stoffe in sich zu sammeln. Von diesen fehlen in der Natur wohl in keiner Pflanze Si und Na, die zuweilen sogar den grössten Theil der Asche ausmachen. Jedoch werden u. a. auch Al, Mn und Zn in gewissen Pflanzen in erheblicher Menge gefunden und wenn die Meerespflanzen nur eine mässige Menge von J und Br enthalten (Bspl. in § 22), so bedarf es doch einer ansehnlichen Ansammlung, um ein solches Quantum aus der überaus verdünnten Lösung zu gewinnen, die im umspülenden Meereswasser geboten ist.

Durch eine solche Ansammlung, durch ein solches Wahlvermögen wird, wie in § 22 erörtert ist, in jedem Falle angezeigt, dass der fragliche Körper in der Pflanze in unlöslicher Form fixirt oder in eine nicht diosmirende Verbindung übergeführt ist. Geschieht aber solches, so muss ein jeder eindringende Stoff nothwendig gespeichert werden und die in § 22 besprochene Anhäufung von Methylenblau u. s. w. demonstrirt in sehr anschaulicher Weise, dass die Pflanze willenlos auch solche Körper in sich ansammelt, die ihr in der Natur nie begegnen und die ihr in keiner Weise Nutzen gewähren. Zugleich ist aus diesen Versuchen zu ersehen, dass die Pflanze sehr erhebliche Mengen von sehr gif-

---

1) Schimper, Flora 1890, p. 245. Vgl. die Einwände Loew's, Flora 1872. p. 373.

2) Loew, Flora 1892, p. 368; Bot. Centralbl. 1895, Bd. 63, p. 161.

3) Liebenberg, l. c., p. 405; Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 71, Abth. 1; Stohmann, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 319; Prianischnikow, l. c.

4) Bspl. bei Lidforss, Jahrb. f. wiss. Botan. 1896, Bd. 29, p. 36 (Pollenkörner); Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 26.

tigen Körpern sogar in gelöster Form speichern kann, wenn nur durch Darbietung einer genügend verdünnten Lösung dafür gesorgt ist, dass in dem lebendigen Protoplasmaleib nie eine schädigende Concentration erreicht wird. Da aber in Folge der absorbirenden und entgiftenden Eigenschaften des Bodens (§ 28) giftige Metalle u. s. w. nur in sehr verdünnten Lösungen herantreten, so ist wohl zu verstehen, dass sich z. B. Zn in ansehnlicher Menge in der Pflanze ansammelt, obgleich schon eine stark verdünnte Lösung im hohen Grade schädlich wirkt.

Das Wahlvermögen involvirt immer ein physiologisches Problem, da es stets durch die vorausgegangene oder actuelle Thätigkeit des Organismus bestimmt und gelenkt wird. Doch sind in der Natur der Pflanze nicht alle Körper geboten, die sie zu speichern vermag, und desshalb wird z. B. Rb und Be gewöhnlich in der Asche vermisst, obgleich diese Elemente reichlich aufgenommen werden, wenn sie der Pflanze zur Verfügung gestellt sind. Aus der Anhäufung folgt aber nicht, dass der fragliche Körper in den Stoffwechsel selbst gerissen wird. Denn eine Speicherung erfolgt auch, wenn der eintretende Körper mit irgend einem Stoffwechselproduct eine geeignete Verbindung eingeht (z. B. Anilinfarben § 22) oder wenn durch Entziehung des Lösungsmittels etwa Kieselsäure oder Calciumcarbonat sich unlöslich ausscheiden. Indess werden thatsächlich unnöthige Elemente vielfach in den Stoffwechsel gezogen und in irgend einer Weise nutzbar gemacht, wie sich schon aus der partiellen Substitution der unentbehrlichen Aschenbestandtheile und aus den anderweitigen in § 73 und 74 mitgetheilten Erfahrungen ergiebt. Diese haben auch gelehrt, dass unnöthige Körper, wie Mn, Co u. s. w. unter Umständen die Entwickelung befördern, und wir mussten unentschieden lassen, ob Cl immer oder nur unter bestimmten Bedingungen nothwendig oder förderlich ist. Nützlich aber wird der Pflanze z. B. auch das entbehrliche Na dann, wenn das erreichbare K nur zur Befriedigung des nothwendigsten Bedürfnisses ausreicht. Es bedarf überhaupt noch der näheren causalen Aufhellung, wie es kommt, dass die Pflanze mit einem geringeren Minimum eines einzelnen nothwendigen Elementes auskommt, wenn andere Aschenbestandtheile überreichlich zur Verfügung stehen. So gut wie aber nicht alle Pflanzen Ca bedürfen, ist es auch möglich, dass, wie schon § 73 und 74 hervorgehoben wurde, nur bestimmte und vielleicht nur sehr wenige Pflanzen Si oder ein anderes der ausserdem entbehrlichen Elemente zu ihrem Fortkommen nothwendig haben.

Handelt es sich aber nicht allein um die Stoffwechselthätigkeit der gehegten und gepflegten Pflanze, sondern um deren Fortkommen und Behauptung im Kampfe und in Concurrenz mit äusseren Unbilden und anderen Organismen, so sind oft kleine Begünstigungen, auch solche wie sie durch entbehrliche Stoffe erzielt werden, von entscheidender Bedeutung (§ 76, 92).

Silicium. Die Möglichkeit, Pflanzen in kieselsäurefreier Nährlösung zu erziehen, wurde zuerst von Sachs[1]) dargethan, der eine Maispflanze erntete, in welcher die SiO_2 auf 0,7 Proc. herabgedrückt war, während normal in der Asche 18—23 Proc. vorhanden sind. Die Versuche von Knop[2]) u. A. haben

1) Sachs, Flora 1862, p. 52.

2) Knop, Versuchsst. 1862, Bd. 3, p. 176. Ferner Rautenberg u. Kühn, ebenda 1864, Bd. 6, p. 359; Birner u. Lucanus, ebenda 1866, Bd. 8, p. 141.

die Entbehrlichkeit der Kieselsäure für andere Getreidearten bestätigt und Jodin[1]) sah sogar eine Maispflanze gut gedeihen, als durch 4 Generationen keine Kieselsäure geboten, als diese also dauernd auf ein Minimum reducirt war. Für die besonders kieselsäurereichen Diatomeen und Schachtelhalme ist der Beweis für die Entbehrlichkeit der Kieselsäure bis dahin nicht sicher erbracht und bei Mangel von Si werden es vermuthlich die Kieselsäurecystolithen[2]) nicht zu einer normalen Ausbildung bringen.

In der Pflanze ist Si hauptsächlich der Zellwand eingelagert, seltener in Form opalartiger Massen (Kieselkörper) im Inneren von Zellen oder Hohlräumen zu finden[3]). Vermuthlich handelt es sich allgemein um Kieselsäure, wenn auch die Möglichkeit zugegeben werden muss, dass gelegentlich oder transitorisch organische Siliciumverbindungen formirt werden[4]). Ueberhaupt ist noch unbekannt, ob Si irgendwie in den Stoffwechsel gerissen oder nur zur Ausscheidung gebracht wird, indem in der Pflanze das aufgenommene Silicat zerlegt, resp. die lösliche Kieselsäure[5]) in irgend einer Weise unlöslich gemacht wird. Indess müssen jedenfalls, wie auch bei der Incrustation mit Calciumcarbonat (§ 23), specifische Eigenheiten und Stoffwechselthätigkeiten mitwirken, da nur in bestimmten submersen Pflanzen (Diatomeen) eine reichliche Einlagerung von SiO_2 erreicht wird und ferner nur in bestimmten Zellen die Kieselkörper zur Ausbildung kommen. Offenbar wird in den Landpflanzen durch die Transspiration nicht nur für die Herbeischaffung, sondern theilweise auch für die Ablagerung der SiO_2 gesorgt. Denn diese findet sich besonders reichlich in den Wandungen der Epidermis, wird indess nicht in allen transspirirenden Wandungen in gleicher Weise abgelagert. Im Zusammenhang mit dieser allmählichen Einlagerung und dauernden Fixirung nimmt SiO_2 (auch bei Diatomeen) in ähnlicher Weise wie Ca, mit der Zeit mehr und mehr zu. So kann es dahin kommen, dass die Asche von Gramineen und Schachtelhalmen endlich 50—80 Proc. SiO_2 enthält (Kohl, l. c. p. 200), während diese in den jugendlichen Organen oft nur in Spuren vorhanden ist.

Offenbar ist aber die specifisch verschiedene Ansammlung der SiO_2 auf irgend einen Nutzen im Dienste der Pflanze berechnet. Möglicher Weise ist die Anwesenheit von Si, wenigstens unter bestimmten Culturbedingungen, schon für die günstige Abwickelung des Stoffwechsels von Bedeutung, da Kreuzhage und Wolff[6]) nur eine unvollkommene Ausbildung der Früchte erzielten, als sie Hafer in kieselsäurefreier Nährlösung cultivirten. Ausserdem scheint die SiO_2 ein etwas ökonomischeres Walten mit den nothwendigen Aschenbestandtheilen zu ermöglichen (p. 406). Ferner wird wohl durch die grössere Härte und Sprödigkeit (Kohl, l. c. p. 214), welche durch die Imprägnirung mit SiO_2 hergestellt wird, ein gewisser Schutz gegen Thierfrass[7]) und vielleicht auch gegen das Eindringen von Pilzen[8]) hergestellt. Dagegen scheint durch diese

1) Jodin, Annal. d. chim. et d. physique 1883, V. sér., Bd. 30, p. 485.

2) Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure 1889; Zimmermann, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. 1893, p. 306. — Ueber Kalkcystolithen vgl. § 74.

3) Näheres über Vorkommen d. Kieselsäure bei Kohl, l. c. p. 228. Ueber d. Kieselkörper vgl. auch Strasburger, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, p. 367.

4) Die Untersuchungen Ladenburg's (Bericht d. chem. Gesellsch. 1872, Bd. 5, p. 568) und Lange's (ebenda 1878, Bd. 11, p. 823) ergaben kein bestimmtes Resultat.

5) In dem sauer reagirenden Saft von Equisetum konnte Lange (l. c. gelöste SiO_2 nachweisen.

6) Kreuzhage u. Wolff, Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 161.

7) Stahl, Pflanzen u. Schnecken 1888, p. 72; Kohl, l. c., p. 304.

8) So vermuthet schon Johnson, Wie die Feldfrüchte wachsen, übers. v. Liebig 1872, p. 205.

Einlagerung die Tragfähigkeit der Wandungen nicht erheblich vergrössert zu werden. Wenigstens wird nicht etwa, wie man früher wohl annahm, das Lagern des Getreides durch den Mangel an SiO_2 veranlasst. Denn auch bei Ausschluss von Si wurden tragfähige Halme erhalten und in vergleichenden Analysen fand Pierre[1]) sogar in dem gelagerten Getreide einen grösseren Gehalt an SiO_2. Dieses Lagern ist vielmehr zumeist eine Folge des partiellen Etiolements, das bei zu dichtem Stande die basalen Theile des Halmes erfahren, und desshalb wird demselben durch das Lichten vermittelst der Drillkultur vorgebeugt[2]).

Da von den übrigen entbehrlichen Elementen zumeist nur das Vorkommen in der Asche constatirt ist, oder höchstens Versuche über die Aufnahme vorliegen, jedoch keine physiologischen Functionen bekannt sind, so darf ich mich in Folgendem auf einige Hinweise beschränken.

Zink. Zink findet in die verschiedensten Pflanzen seinen Weg und scheint nach den Beobachtungen Risse's[3]) in allen Pflanzen vorzukommen, die um Altenberg bei Aachen auf dem zinkreichen Boden wachsen, der an einzelnen Stellen 20 Proc. und mehr von diesem Metall enthält. In manchen dieser Pflanzen erreicht der Zinkgehalt eine ansehnliche Höhe. Denn Risse fand in 100 Th. Trockensubstanz von Thlaspi alpestre in der Wurzel 0,167 ZnO (= 1,66 Proc. der Gesammtasche), im Stengel 0,385 ZnO (= 3,28 Proc. der Asche), in den Blättern 1,50 ZnO (= 13,12 Proc. der Asche). Ferner wurden u. a. Viola tricolor, Armeria vulgaris, Silene inflata zinkreich gefunden und wie das Ca war auch Zn öfter in den Blättern am reichlichsten angesammelt. Diese u. a. Pflanzen enthalten aber an anderen Standorten kein Zn, das in den meisten Bodenarten nicht vorhanden ist. Auch scheint eine nur geringe Zugabe von Zn keine oder doch nur eine unbedeutende Aufnahme zu verursachen[4]). Uebrigens muss in dem Aachener Boden Zn in sehr grosser Verdünnung geboten werden, da nach Baumann (l. c. p. 24) eine wässerige Lösung nicht mehr als 5 mgr Zinksulfat im Liter enthalten darf, wenn sie nicht giftig auf Phanerogamen wirken soll. In der Pflanze ist aber das Zn vermuthlich zum grössten Theil in der Zellwand abgelagert und jedenfalls in solcher Weise gespeichert, dass es nicht schädlich auf den Protoplasten einwirkt.

Nach H. Hoffmann[5]) verändert das Galmeiveilchen (Viola lutea var. multicaulis) in zinkfreiem Boden seine Form nicht und umgekehrt hat die Cultur in zinkhaltigem Boden auf die Gestalt von Viola tricolor und Thlaspi alpestre keinen Einfluss. Immerhin ist es möglich, dass das besonders üppige Gedeihen von Silene inflata und Armeria, welches Risse gerade auf dem zinkreichsten Boden beobachtete, aus einer Reizwirkung hervorging, wie sie durch kleine Dosen giftiger Stoffe erzielt wird (§ 73).

Von den übrigen Metallen der Zinkgruppe sind Mg, Be und Cd bereits in

---

1) Pierre, Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 374.

2) L. Koch, Landwirthsch. Centralbl. 1872, Bd. 2, p. 202. — Bei Sorauer Bot. Jahresb. 1873, p. 524) u. C. Kraus (Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphys. 1890, Bd. 13, p. 252 u. 1891, Bd. 14, p. 59) ist auch dargethan, dass das Lagern noch durch andere Ursachen herbeigeführt werden kann. Vgl. auch Bd. II. Lichtwirkung auf Wachsthum.

3) Risse, mitgetheilt bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 153. — Nach Jensch Chemisch. Centralbl. 1894, I, p. 281) ist dasselbe auf dem Galmeiboden Oberschlesiens der Fall.

4) Vgl. die Literatur über Aufnahme und Vorkommen von Zn in Pflanzen bei Baumann, Versuchsstat. 1885, Bd. 31, p. 1.

5) H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1875, p. 628; Unters. über Variation 1877, p. 36. Das Galmeiveilchen kommt übrigens auch in anderen Gegenden vor.

dem vorigen § behandelt. Ebenso sind dort die entbehrlichen alkalischen Erden und Alkalien berücksichtigt.

Aluminium. Dieses findet sich trotz der allgemeinen Verbreitung in der Asche der meisten Pflanzen nur in geringer Menge, macht aber in Lycopodium Chamaecyparissus und alpinum zwischen 22—27 Proc. der Asche aus. Ferner ist es u. a. reichlich in Chlorangium Jussuffii enthalten[1]), während es in Lycopodium phlegmaria, in Selaginella u. s. w. nur in Spuren gefunden wurde (Church). Ob die Thonerde in Lycopodium, wie es Arosenius angiebt, als weinsaures Salz vorhanden ist, muss dahin gestellt bleiben.

Mangan. Obgleich Mangan in dem Boden durchgehends spärlicher vorhanden ist, als Al, scheint es doch von den Pflanzen im allgemeinen reichlicher gespeichert zu werden und geringe Mengen dürften sich in den meisten Pflanzen finden. In der Asche von Trapa natais wurden sogar 7,8—14,7 Mn_3O_4 nachgewiesen. Eine sehr reichliche Anhäufung ist ausserdem in verschiedenen höheren und niederen Pflanzen beobachtet (Ebermayer, Physiol. Chem. 1882, p. 795; Maumené, Botan. Jahresb. 1886, p. 81)[2]). Vermuthlich wird diese Ansammlung in analoger Weise wie die oft übermässige Anhäufung von Fe herbeigeführt. Auch in der Eisenincrustation gewisser Bacterien ist Mn vorhanden (Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen 1892, p. 71).

Kobalt und Nickel wurde von Forchhammer (Annal. d. Chem. u. Phys. 1855, Bd. 95, p. 86) im Eichenholz nachgewiesen. Der Reizwirkung dieser Metalle, von denen Ni giftiger als Co zu sein scheint, wurde schon gedacht.

Kupfer. Das Cu findet sich in geringer Menge vielfach in Pflanzen, kann aber auf sehr kupferreichem Boden auf 1 Proc. in der Asche steigen. Bei der sehr intensiven Giftwirkung (§ 22) muss sich die Ansammlung, die wohl hauptsächlich ältere Organe betrifft, sehr allmählich vollziehen (Lehmann, Archiv für Hygiene 1896, Bd. 27, p. 1 und Bot. Centralbl. 1896, Bd. 68, p. 56; C. Müller, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1894, Bd. 4, p. 142; Otto, ebenda 1893, Bd. 3, p. 322; Tschirch, Das Kupfer, 1893). — Auch das überaus giftige **Quecksilber** konnte Gorup-Besanez (Annal. d. Chem. u. Pharm. 1864, Bd. 127, p. 248) in Pflanzen nachweisen, die auf quecksilberoxydhaltigem Boden cultivirt worden waren. Auch wurden Spuren von **Silber** durch Malaguti und Durocher (cit. nach Raulin Annal. d. scienc. naturell. 1869, V. sér, Bd. 11, p. 98) in Fucus nachgewiesen.

Blei wurde mehrfach in Pflanzen gefunden. (Tschirch, Das Kupfer, 1893, p. 15; Hattensaur, Botan. Jahresb. 1890, p. 48; Knop, Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1885, p. 51; Nobbe, Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 416; Philipps, Bot. Centralbl. 1883, Bd. 13, p. 364 u. s. w.) Ebenso ist das gleichfalls sehr giftige **Thallium** nachgewiesen. (Böttger, Jahresb. d. Agriculturch. 1864, p. 99; Knop, l. c., p. 50.)

Für **Chrom, Wolfram, Molybdän, Wismuth, Vanadin** wurden die giftigen Eigenschaften von Knop (l. c., p. 45) constatirt. **Zinn** wurde von Forchhammer (l. c.) in einigen Holzarten, **Titan** von Salm-Horstmar in Getreidepflanzen nachgewiesen.

Arsen ist vielfach in Pflanzen nachgewiesen (Gorup-Besanez, l. c.;

---

1) Wolff, Aschenanalysen 1871, p. 134, 136; Church, Proc. Royal Soc. London 1888, Bd. 44, p. 121; Berthelot u. St. André, Compt. rend. 1895, Bd. 120, p. 288. Yoshida, Bot. Jahresb. 1890, p. 50.

2) Für die in Wolff's Aschenanalysen aufgeführten Analysen sind hier und in folgendem die Quellen nicht citirt.

Daubeny, Jahresb. d. Chem. 1861, p. 736; E. W. Davy, Jahresb. d. Agriculturchem. 1860—61, p. 83; Targioni-Tozzetti, Annal. d. scienc. natur. 1846, III. sér., Bd. 5, p. 177). Im Gegensatz zu der giftigen arsenigen Säure (Nobbe, Versuchsstat. 1884, Bd. 30, p. 394) vertragen höhere und niedere Pflanzen viel Arsensäure (Knop, l. c., p. 49; Loew, System d. Giftwirkung 1893, p. 10; Molisch, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1896, Bd. 105, Abth. I, p. 10) und bei Darbietung dieser wird As ziemlich reichlich aufgenommen. Ueber die specifische Resistenz gewisser Pilze vgl. Bd. II. Erwähnt sei hier noch, dass nach Gosio (Jahresb. über Gährungsorganismen 1893, p. 83) durch verschiedene Pilze bei Gegenwart von Arsenverbindungen und Kohlenhydraten Arsenwasserstoff entwickelt wird.

Bor. Da, wo dieses geboten ist, wird es auch aufgenommen und kommt in kleinen Mengen in manchen im Freien erwachsenen Pflanzen vor (Hotter, Versuchsstat. 1890, Bd. 37, p. 435; Bechi, Botan. Jahresb. 1891, p. 30; Brand, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 189). Uebrigens ist B ziemlich giftig, doch scheinen nach Loew (Flora 1892, p. 374) gewisse Algen resistenter gegen B zu sein.

Nach Knop (l. c. 1885, p. 47) ist **Tellursäure** nicht, **Selensäure** und **selenige** Säure aber erheblich giftig. Für beide wurde aber Aufnahme in Phanerogamen gefunden.

Fluor ist zwar bis dahin nur in einigen Fällen nachgewiesen, dürfte indess in Pflanzen in kleiner Menge verbreitet sein, da es sich in Knochen, Eiern u. s. w. findet (Salm-Horstmar, Jahresb. d. Chem. 1860, p. 540; Wilson, vgl. die Cit. bei Ad. Mayer, Agriculturchem. 1895, IV. Aufl., p. 292). Nach Tammann (Zeitschr. f. physiol. Chem. 1888, Bd. 12, p. 323) wirken lösliche Fluormetalle ziemlich giftig.

Jod und **Brom** finden sich namentlich in Meerespflanzen, sind indess auch in geringer Menge in manchen Binnenpflanzen nachgewiesen. Jedenfalls nehmen diese, wie Dircks (Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1869, p. 20) und Knop (ebenda 1885, p. 44) fanden, J und Br auf, wenn Salze dieser dargeboten werden (vgl. auch p. 425). Vermuthlich befinden sich beide in den Pflanzen als lösliche Salze. Jedenfalls bedarf es noch näherer Prüfung, ob sich, wie Golenkin (Algolog. Notizen, Bullet. d. l. soc. impér. d. Naturalist. Moscou 1894, p. 1) vermuthet, in den Vacuolen einzelner Zellen von Derbesia Lamourouxii schon während des Lebens freies J oder eine farbige Jodverbindung findet.

§ 76. Bodenqualität und Pflanzenvertheilung.

Für die Hauptzüge der geographischen Vertheilung der Pflanzen auf unserem Planeten sind in erster Linie klimatische Verhältnisse bestimmend, denn den autotrophen Pflanzen vermag jeder gute Boden eine zureichende Nahrung zu gewähren. Vor allem bringen es bekanntlich die Temperaturverhältnisse mit sich, dass tropische Pflanzen bei uns nicht aushalten und dass die Pflanzen der Ebene im Gebirge nur bis zu einer gewissen Höhe aufsteigen. Ferner vermögen sich nur bestimmte Bürger einer Localflora auf besonders trockenen Standorten zu behaupten und andere sind durch ihre Eigenschaften darauf angewiesen,

Sümpfe oder Wasser zu bewohnen. Doch kommen auf einem Platze nicht alle diejenigen Pflanzen vor, welche sehr wohl auf demselben gedeihen, sobald sie durch Entfernen der Mitbewerber vor dem Ueberwuchern geschützt sind. Denn in einer Localflora hängt die Ausbreitung und die Localisirung der Arten ganz wesentlich von der unvermeidlichen Concurrenz ab, die es auch bewirkt, dass auf einem sich selbst überlassenen Gartenboden an Stelle der bisherigen Culturpflanzen andere Pflanzen das Terrain erobern, dass ferner endlich nur eine gewisse Zahl von Arten übrig bleibt, wenn man dicht gedrängt 100 verschiedene Species aussäet, die sich an diesem Standort cultiviren lassen.

Der Erfolg resultirt aber immer aus dem Zusammenwirken verschiedener Bedingungen und demgemäss kann sich das Resultat ebenso bei Veränderung der Qualität oder Quantität der Nährstoffe, als auch bei Constanz dieser verschieden gestalten. So wird z. B. bei starker Bewässerung auf demselben Boden nach einiger Zeit eine anders geartete Flora die Oberhand gewinnen und je nach der physikalischen Beschaffenheit des Bodens, je nach Korn, Dichte, Tiefgründigkeit u. s. w. wird bald diese, bald jene Pflanze im Kampfe um das Dasein einen Vortheil gewinnen. In der That kann sehr wohl den bisher unterliegenden Concurrenten zum Siege verholfen werden, wenn ihnen durch die veränderten Bedingungen auch nur ein wenig die stärkende Hand gereicht wird oder wenn die bisherigen Eroberer nur ein wenig in Nachtheil gerathen.

Wohl möglich also, dass in einem nährstoffreichen Boden eine Pflanze unterdrückt wird, die mit dem Spärlichwerden eines oder einiger der Aschenbestandtheile die Oberhand gewinnt, weil sie bescheidenere Ansprüche stellt, oder weil sie vermöge der Eigenschaften und der Ausbreitung des Wurzelsystems besser versteht, den Boden oder speciell tiefere Bodenschichten auszubeuten. Auf einem stickstoffarmen Boden werden demgemäss die den freien Stickstoff assimilirenden Pflanzen im Vortheil sein. Ferner gedeihen Glaux, Salsola u. a. Salzpflanzen ganz gut auf einem salzfreien Boden, auf welchem dieselben in der Natur nicht gefunden werden, weil sie im Wettbewerb unterliegen. Auf Salzboden aber dreht sich das Verhältniss um, da in demselben die Salzpflanzen üppig, ja vielleicht besser wachsen, als auf salzfreiem Boden. Für viele Meeresalgen ist sogar ein gewisser Salzgehalt eine unerlässliche Lebensbedingung (§ 73).

Analoge Verhältnisse sind auch die Veranlassung, dass, neben den Ubiquisten, die Flora von Sand- und Kalkboden Verschiedenheiten bietet, die mit dem Wechsel des Gesteines zuweilen in unmittelbarer Nachbarschaft scharf hervortreten. Dass diese Localisirung nicht durch das Bedürfniss nach Calcium oder Silicium herbeigeführt wird, wie es wohl einige ältere Geographen annahmen, bedarf heute einer Widerlegung nicht mehr, und thatsächlich findet sich das unentbehrliche Calcium reichlichst in der Asche der exclusivsten Kieselpflanzen. Zudem lassen sich fast alle typischen Kieselpflanzen auf dem humösen Kalkboden gut cultiviren und umgekehrt. Bei der Mitbetheiligung so mancher anderer Factoren ist es aber wohl zu verstehen, dass dieselbe Exclusivität nicht an allen Orten besteht, dass sogar in grösseren Districten z. B. typische Kalkpflanzen auf Kieselboden vorkommen[1]). Wenn also eine Zugabe von Kalk zum Boden

[1]) Vgl. Nägeli, Botan. Mitthlg. 1866, Bd. 2, p. 159; Drude, Pflanzengeographie 1890, p. 49.

das Verdrängen gewisser Pflanzen herbeiführt[1]), folgt daraus nicht, dass diese auf dem veränderten Boden nicht mehr zu wachsen vermögen. Doch dürften allerdings manche Pflanzen durch Calciumcarbonat geschädigt werden und vielleicht werden dieserhalb Torfmoose oder andere auf Silicatgesteinen lebende Moose durch Ueberrieseln mit kalkhaltigem Wasser zum Verschwinden gebracht[2]). Ein solcher Erfolg könnte schon dadurch erzielt werden, dass bestimmte Pflanzen nicht mehr genügend fortkommen, wenn durch dauernde Neutralisation die zusagende saure Reaction der Nährflüssigkeit unmöglich gemacht wird (§ 73, 74).

Da aber in der freien Natur die äusseren Bedingungen sich in mannigfachster Weise combiniren und zudem dauernd variabel sind, so ist es natürlich schwierig und oft ganz unmöglich, für einen bestimmten Fall die maassgebenden Momente exact zu zergliedern und zu präcisiren. Tritt auch zuweilen, wie in Bezug auf die Salzpflanzen, ein einzelner Factor klar in den Vordergrund, so muss sich die kritische Forschung doch hüten, schlechthin einer Ursache das zuzuschreiben, was gar oft durch das Zusammengreifen verschiedener Factoren erreicht wurde. Uebrigens kann und soll die allgemeine Physiologie nur die Fundamente liefern, an deren Hand man sich an die Beurtheilung des Schaltens und Waltens in der freien Natur wagen kann (§ 1), und unsere Aufgabe ist es nicht, näher auf pflanzengeographische Probleme einzugehen.

Haben wir uns bis dahin an die höheren (autotrophen) Pflanzen gehalten, die uns in der Natur am auffälligsten entgegentreten, so wollen doch ebenso die heterotrophen Pflanzen beachtet sein, bei denen vielfach noch verwickeltere Verhältnisse obwalten. Denn bei den antagonistischen und mutualistischen Symbionten tritt die unmittelbare gegenseitige Abhängigkeit mit allen Consequenzen hinzu. Auch bei den Saprophyten fällt u. a. in das Gewicht, dass die verschiedenen Kohlenstoffverbindungen einen specifisch ungleichen Nährwerth besitzen und dass diese Organismen darauf angewiesen und dafür bestimmt sind, sich in verschiedener Weise in den Besitz ihrer Nahrung zu setzen (§ 64—67). Zudem werden in dem Betriebsstoffwechsel der Pilze u. s. w. häufig Producte geliefert und secernirt, durch welche endlich der eigenen Thätigkeit oder anderen Organismen eine Grenze gesetzt wird, während zugleich der geeignete Boden für andere Organismen geschaffen wird, die das Zerstörungswerk fortsetzen. Einige Bemerkungen über diese Regulation und Succession sind in § 64 und 92 mitgetheilt. Es möge aber hier darin erinnert sein, dass z. B. die Anhäufung von Milchsäure oder von Alkohol die Thätigkeit der bezüglichen Gährorganismen sistirt und dass in derselben Zuckerlösung die Sprosspilze oder die Spaltpilze die Oberhand gewinnen, je nachdem für saure oder alkalische Reaction gesorgt ist. Ferner ist bekannt, dass bei spontaner Fäulniss verschiedene Organismen in einer gewissen Reihenfolge sich ablösen, und ebenso spielt sich u. a. mit der Zeit ein Wechsel auf und in einer Baumleiche ab.

Eine solche Succession vollzieht sich im Laufe längerer Zeit, während durch die Colonisationsarbeit der autotrophen Pflanzen in sterilem Sande oder auf nacktem Felsen allmählich ein fruchtbarer Humusboden geschaffen wird (§ 28

1) Schulz-Fleeth, Der rationelle Ackerbau 1856, p. 201.

2) Pfeffer, Bryogeograph. Studien a. d. rhätisch. Alpen 1869, p. 126 (Separat a. d. Denkschrift d. Schweizer naturf. Gesellschaft).

und 51). Ferner wird durch den zunehmenden Waldesschatten den lichtliebenden Pflanzen das Fortkommen unmöglich gemacht und weiter kann eine Entziehung der Nährsalze aus dem Boden dem eigenen Gedeihen eine Grenze setzen und eine Verdrängung durch andere Pflanzen herbeiführen. Dagegen werden die autotrophen Pflanzen nicht leicht andere Pflanzen in dem ohnehin compensirenden Humusboden durch schädigende Wurzelausscheidungen verdrängen[1]. Denn bei einer autotrophen Pflanze kommt von den dauernd formirten Producten des Betriebsstoffwechsels wesentlich nur Kohlensäure zur Secretion, also ein gasförmiger Körper, dessen Ueberschuss in das Luftmeer entweicht, und zudem gewinnt sie überall durch die Assimilation der Kohlensäure dieselbe organische Nahrung. In dieser Hinsicht verhalten sich wesentlich anders viele der niederen heterotrophen Organismen, die demgemäss, wie schon hervorgehoben wurde, einander vielfach durch die secernirten Stoffwechselproducte in auffälliger Weise beeinflussen.

Kapitel VIII.

Bau und Betriebsstoffwechsel.

§ 77. Uebersicht.

Als »Stoffwechsel« bezeichnen wir die Gesammtheit der chemischen Umsetzungen, die sich durch Vermittelung und im Dienste des Organismus abspielen, die also in wechselseitiger Verkettung das lebendige Getriebe ermöglichen und bedingen und wiederum durch dieses erhalten und gelenkt werden (§ 1). Dieser Stoffwechsel hat also jedenfalls unter Verarbeitung und Nutzbarmachung der Nahrung sehr verschiedene Aufgaben zu vollbringen. Denn durch den chemischen Umsatz sind alle Körper zu schaffen, die zu baulichen oder zu anderen Zwecken transitorisch oder für dauernden Verbleib in dem Organismus auftreten und durch denselben ist ferner die unerlässliche Betriebsenergie zu liefern. Demgemäss werden Hand in Hand mit zerspaltenden und zertrümmernden Processen, in denen (wie in Athmung und Gährung) chemische Energie disponibel wird, Verbindungen mit höherem Energiegehalt dargestellt und zahlreiche ausgezeichnete Synthesen ausgeführt. Abbauender und aufbauender Stoffwechsel ist also in jedem Organismus, in jeder Zelle thätig und stets wird, wie im Thiere, ein ansehnlicher Theil, unter Umständen nahezu die Gesammtmenge der Nahrung zum Gewinn von Betriebsenergie, zum Unterhalt der lebendigen Thätigkeit verwandt, die mit dem betreibenden chemischen Umsatz, z. B. mit Sistirung von Athmung und Gährung, zum Stillstand kommt (§ 50).

1) Eine solche Ansicht wurde in früherer Zeit öfters vertreten. Vgl. Lit. bei Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 95. Siehe § 28.

Die einfachste Zelle muss also befähigt sein, neben der Athmungsthätigkeit, überhaupt neben dem zertrümmernden Stoffwechsel ganz verschiedene Thätigkeiten und Umsetzungen auszuführen, und unter Umständen gleichzeitig Proteinstoffe, Zellhaut und diverse Kohlenhydrate, organische Säuren, Fette und vielerlei andere Verbindungen herzustellen. Das alles wird vollbracht, wenn neben den anorganischen Nährsalzen als einzige Kohlenstoffverbindung etwa Zucker zur Verfügung steht, der den Pilzen von aussen zu bieten ist, der aber in grünen Pflanzen in der eigenen Fabrik producirt wird. Zur Erreichung des Zieles werden also die bestehenden Atomgruppirungen in weitgehendster Weise zerrissen und neue Verkettungen in mannigfachster Weise geknüpft, da bekanntlich Körper von sehr verschiedener chemischer Constitution erzeugt werden. Die Befähigung des Organismus zu solchen weitgehenden chemischen Operationen geht übrigens auch daraus hervor, dass viele Pilze ebenso gut mit Methan-, als mit Benzolderivaten als einziger organischer Nahrung auskommen, also durch ihr Gedeihen anzeigen, dass trotz der so verschiedenen chemischen Constitution der Kohlenstoffverbindung sämmtliche Stoffe producirt werden, die für Bau und Betrieb des Organismus nothwendig sind (vgl. § 50, 66).

Ein solches Wirken und Schaffen, das sogar von ganz verschiedenem Ausgangspunkte zu demselben Ziele führt, ist offenbar nur ermöglicht durch das Zusammengreifen von mannigfachen und successiven Operationen, die sicherlich oft in unmittelbarster Verkettung verlaufen, in anderen Fällen aber durch Zeitintervalle oder auch räumlich getrennt sind (§ 66). Zu diesen vorbereitenden Operationen zählen auch solche, die auf Gewinnung und Schaffung der weiter zu verarbeitenden Nahrung abzielen. Denn schon in dem extracellularen Verdauen liegt eine durch den Organismus mit Hilfe der Enzyme erzielte Spaltung vor. In der Kohlensäureassimilation aber wird eine ausgezeichnete Photosynthese ausgeführt, die in ernährungsphysiologischer Hinsicht nur einen besonderen Modus des Nahrungsgewinnes vorstellt. Die Nitrobacterien hinwiederum verstehen es, aus Kohlensäure die nöthige organische Nahrung mit Hilfe von chemischer Energie aufzubauen. Auch dann, wenn ein Pilz mit Ameisensäure, Essigsäure u. s. w. gedeiht, werden unter Zertrümmerung und unter Ausnutzung der chemischen Energie eines Theiles dieser Nährstoffe, Kohlenhydrate, Fette, Eiweisskörper, überhaupt die Verbindungen formirt, die nun in üblicher Weise in dem Bau- und Betriebsstoffwechsel Verwendung finden. Uebrigens handelt es sich auch in der Speicherung und Mobilisirung von Reservestoffen um vorbereitende Schritte. Thatsächlich werden vielfach sehr weitgehende und ausgedehnte Zertrümmerungen und Synthesen durchgeführt, die nur darauf berechnet sind, die Nährstoffe in der Pflanze zu fixiren und zu bewahren und sie fernerhin zu den nahen oder weit entfernten Verbrauchsorten zu führen.

In solchen Erwägungen und in Hinsicht auf die welchselseitige Verkettung und Abhängigkeit ist klar, dass allgemein eine scharfe Grenze zwischen den vorbereitenden Schritten und den Schlussacten auch dann nicht gezogen werden könnte, wenn eine völlige Einsicht in das verwickelte Getriebe vorläge. Zudem kann ein Körper, der normaler Weise intact bleibt, bei Nahrungsmangel, überhaupt unter veränderten Verhältnissen wiederum in den Stoffwechsel gerissen werden. Trotz solcher und anderer Unbestimmtheiten liessen es aber schon didaktische Rücksichten vortheilhaft erscheinen, einige Processe, die in evidenter Weise

auf die Schaffung der Nahrung abzielen, in Verbindung mit der Herkunft der Nährstoffe zu behandeln (Kap. VII). Da aber in der Kohlensäureassimilation, in der Eiweisssynthese u. s. w. ausgezeichnete Stoffwechselprocesse vorliegen, da ferner die Nährstoffe nur in stetigem Hinblick auf ihre Bedeutung und Verwendung im Organismus behandelt werden konnten, war es geboten einige allgemeine Betrachtungen über das Wesen und die Bedeutung der Stoffwechselprocesse vorauszuschicken (§ 50, 51), Betrachtungen, die auch als Einleitung zu diesem und dem folgenden Kapitel zu lesen und zu berücksichtigen sind.

Besonders aus didaktischen Rücksichten schien auch eine gesonderte Behandlung der Athmungsvorgänge (mit Einschluss der Gährung) geboten, obgleich diese nur Glieder des Gesammtstoffwechsels sind, Vorgänge, die in inniger Verkettung und Wechselwirkung mit anderen Processen erzielt werden und verlaufen. Damit ist natürlich völlig vereinbar, dass gerade diese tiefgreifenden Zerspaltungen ganz vorwiegend und in hervorragender Weise für die Schaffung der allgemeinen Betriebskraft sorgen, von welcher die Unterhaltung der lebendigen Thätigkeit und damit zugleich die Realisirung und Continuität des übrigen Stoffwechsels abhängt. Dabei wird die Athmungsthätigkeit äusserlich durch die Ausscheidung von Zerfallsproducten bemerklich und controlirbar, die dauernd entstehen und die nothwendig secernirt und beseitigt werden müssen, wenn nicht durch deren Anhäufung die fernere Lebensthätigkeit eingeengt und unmöglich werden soll.

Natürlich hat die methodische Forschung danach zu streben, jeden einzelnen der mannigfachen Stoffwechselprocesse in seinem Verlaufe und in seiner Bedeutung aufzuhellen. Indess führt es unvermeidlich auf Irrwege, wenn bei solcher einseitigen Forschung die wechselseitige Verkettung und Abhängigkeit nicht gebührend berücksichtigt und gewürdigt wird. Denn stets werden durch die unzureichende Realisirung, oder durch die abnorme Gestaltung einer Einzelfunction alle übrigen Vorgänge mehr oder minder beeinflusst und kommen, wie das ganze Leben, zum Stillstand, wenn nur einer der nothwendigen Stoffwechselprocesse nicht mehr ausgeführt wird. Erst dann, wenn ein tieferer Einblick in die sicherlich oft sehr langen und verwickelten Operationsketten und ihre Wechselbeziehungen gewonnen ist, wird man einigermaassen dem ohne Frage oft sehr wechselvollen Schicksal folgen können, welches das Molecül einer Kohlenstoffverbindung (oder eines anderen Stoffes) von dem Augenblick ab durchzumachen hat, wo es in den Organismus aufgenommen wird, bis dahin, wo es seine Rolle in dessen Dienst ausgespielt hat. Soviel lassen indess unsere Erfahrungen sicher erkennen, dass die Molecüle des Zuckers (oder eines anderen Körpers) in ganz verschiedener Weise verarbeitet und nutzbar gemacht werden und dass je nach den Entwickelungsstadien und äusseren Verhältnissen, bald für diesen, bald für jenen Zweck eine grössere oder kleinere Menge des Nährstoffs beschlagnahmt wird. Ferner wird dasselbe Ziel nicht selten auf ganz verschiedenem Wege erreicht. Das ergiebt sich schon daraus, dass ein Pilz sich in gleicher Weise bei Verwendung von Methan- oder Benzolderivaten aufbaut (§ 66). Weiter werden Amide, Kohlenhydrate u. s. w. das eine Mal synthetisch, das andere Mal durch Abspaltung, z. B. unter Zertrümmerung von Proteinstoffen gebildet und aus dem schon Gesagten geht zur Genüge hervor, dass die bei der Zerspaltung entstehenden Körper wesentlich verschieden von denjenigen Stoffen sein können,

die dem Organismus zum Aufbau der fraglichen Verbindung zur Verfügung standen.

Die zahlreichen Stoffwechselproducte, der ganze Aufbau und die verschiedenen Leistungen sind sprechende Zeugen für die mannigfache Thätigkeit und die vielseitigen Umsetzungen im Organismus. Doch sind sicher nicht alle Verbindungeu bekannt, die formirt werden und gerade im lebendigen Protoplasma dürften leicht zerfallende Proteinstoffe oder Proteinstoffverbindungen eine Rolle spielen, die sich mit dem Tode bald verändern. Ueberhaupt sind wir noch nicht zu einer genügenden Kenntniss des statischen Baues des lebendigen Protoplasmas vorgedrungen und so ist derzeit nicht eine völlige Entschleierung gerade der wichtigsten und fundamentalen Vorgänge zu erhoffen, von welchen zunächst und in erster Linie die lebendige Thätigkeit im Protoplasten, und damit alles übrige Wirken und Schaffen des Organismus abhängt. Zu solchen abhängigen Functionen zählen alle Operationen, mit denen im Dienste des Organismus bestimmte einzelne Ziele erreicht werden, Partialfunctionen, in die durchgehends eher eine Einsicht zu gewinnen ist. Indess wenn wir auch zufriedenstellend die Wirkung und Bedeutung eines Enzymes oder eines Stoffwechselproductes überschauen, das für die Erzeugung des Turgors, der Zellhaut u. s. w. dient, so führt die Frage nach der Entstehung des so wirkenden Stoffes doch unvermeidlich in letzter Instanz in das noch dunkle fundamentale Lebensgetriebe im Protoplasten (§ 1). Uebrigens kennt man auch bei vielen Partialfunctionen, wie z. B. bei der Eiweissbildung, den Verlauf der zur Synthese angewandten Operationen noch nicht (§ 71), und das Gleiche gilt für die photosynthetische Assimilation der Kohlensäure, die sogar in einem diesem Specialzweck dienenden Organe ausgeführt wird (§ 61).

Bei solcher fragmentarischen Kenntniss der Stoffwechselthätigkeit dürfte es am zweckmässigsten sein, sich an die Producte zu halten und diese in ihrer Bedeutung für den Organismus zu betrachten. Denn diese Zeugen der realisirten Thätigkeit bleiben in jedem Falle als sichere Marksteine bestehen, gleichviel auf welche Weise und mit welchen Mitteln der Organismus bei der Herstellung verfuhr. Mit Rücksicht auf das fernere Verhalten und die Bedeutung für den Organismus lassen sich dann wohl im allgemeinen 1) Baustoffe oder formative Stoffe, 2) plastische oder trophische Stoffe und 3) aplastische oder atrophische Stoffe unterscheiden (§ 50). Uebrigens ist schon hervorgehoben, dass auch auf diesem Wege eine scharfe Abgrenzung unmöglich ist. Denn gar nicht selten werden Körper, die als Bausteine functionirten, weiterhin oder unter veränderten Bedingungen in den Stoffwechsel gerissen und ebenso fallen diesem gelegentlich Stoffe anheim, die sich unter anderen Verhältnissen vielleicht dauernd als aplastische Körper verhalten. Wie solche müssen auch dem Stoffumsatz diejenigen Körper entzogen bleiben, welche zur Herstellung und Erhaltung des nothwendigen Turgors dienen, Körper, die man, weil sie für die normalen Eigenschaften der Zelle nothwendig sind, aber auch als Baustoffe ansprechen darf.

Unter den nur negativ definirten aplastischen Stoffen sind natürlich Körper von sehr verschiedener Bedeutung vereint. Denn zu den aplastischen Stoffen zählen sowohl Körper, die zu bestimmten Zielen und Zwecken gebildet werden, als auch solche, die als unvermeidliche Nebenproducte im Bau- und Betriebsstoffwechsel zeitweise oder fortwährend ihren Ursprung nehmen. In letzterem Falle ist natürlich eine hemmende Anhäufung zu vermeiden und somit wird eine Secretion zur Noth-

wendigkeit, sofern nicht die Endproducte des Betriebsstoffwechsels immer wieder von neuem nutzbar gemacht werden. Das wird in den grünen Pflanzen erreicht, indem aus der Kohlensäure mit Hilfe der Energie der Sonnenstrahlen Zucker u. s. w., also eine organische Nahrung regenerirt wird, deren Wiederverarbeitung zugleich ermöglicht, dass die Pflanze ohne einen Verlust an Stickstoff, Phosphor, Schwefel u. s. w. arbeitet, da die einfacheren Verbindungen dieser Elemente, die dauernd im Stoffwechsel entstehen, immer wieder assimilirt werden (§ 68, 73). Ein solcher Kreislauf kann sich auch in heterotrophen Pflanzen abspielen, sofern ihnen Zucker oder eine andere organische Nahrung zugeführt wird.

Diejenigen aplastischen Stoffe, welche in der thätigen Pflanze nur bis zu einem gewissen Grenzwerth entstehen, dürften wohl im allgemeinen in Absicht auf bestimmte Ziele und Zwecke formirt werden. So bedient sich der Organismus der Enzyme, der Säuren u. s. w. als verdauender und lösender, anderer Producte als reizauslösender Mittel, und mancherlei Stoffwechselproducte gewinnen durch Giftwirkung, Geruch, Geschmack u. s. w. als Schutzmittel, Lockmittel in verschiedener Weise Bedeutung. Für solche und auch für die formativen Zwecke müssen die Producte geradezu dem Stoffwechsel entzogen bleiben. Diesem fällt überhaupt speciell nur die Aufgabe zu, den Bau und den Betrieb zu bewerkstelligen. Der Werth und die Bedeutung eines Stoffes für den Organismus darf aber nicht ausschliesslich danach bemessen werden, ob er plastisch, d. h. zu fernerer Verwendung im Bau- und Betriebsstoffwechsel bestimmt und geeignet ist.

Will man, wie es wohl üblich ist, allein die nicht nutzbringenden Stoffwechselproducte als »Excrete« bezeichnen, so zählen zu diesen also nur gewisse aplastische Stoffe. Dann ist aber auch nicht jedes »Secret« ein »Excret«, denn Enzyme, ätherische Oele müssen zum Zwecke ihres Wirkens nothwendiger Weise secernirt werden und eine Secretion in Verbindung mit einer Aufnahme wird bei der Translocation von plastischen Stoffen ausgeführt. Ferner ist schon § 50 ausgesprochen, was in physiologischer Hinsicht unter »Assimilation« und »Dissimilation« verstanden werden soll.

Obige Betrachtungen und Begriffsbestimmungen sind durchaus vom physiologischen Standpunkt aus angestellt, dessen Aufgabe es ferner immer ist, die Mittel und Wege und somit auch die chemischen Operationen aufzuhellen, die im Organismus zur Erreichung bestimmter Ziele benutzt werden. Diese aber sind, wie wir schon hörten, sehr mannigfach und im chemischen Sinne kommen ebenso leichte Zerspaltungen und Condensationen, wie weitgehende Synthesen und Zertrümmerungen und vielfache Verkettungen und Combinationen in Anwendung. Auch ist schon hervorgehoben, dass nicht selten derselbe Körper auf verschiedene Weise formirt wird, dass z. B. eine physiologische Assimilation das eine Mal vermittelst Abbau, das andere Mal durch Synthese erreicht wird. Das reale Geschehen ist also in jedem Falle durch die directe Fragestellung an den Organismus zu entscheiden und ganz allgemein ist schon in § 1 betont, dass in dem Walten und Schaffen des Organismus nicht derjenige Weg benutzt sein muss, welchen der Chemiker anwendet und der nach den derzeitigen Erfahrungen sehr plausibel erscheinen mag. Auf derartige Erwägungen und Speculationen, so werthvoll und unentbehrlich dieselben als Anregung und Fingerzeige für die physiologische Forschung sind, kann indess in diesem Buche

nicht eingegangen werden, das mit den physiologischen Thatsachen zu rechnen hat. Chemische Kenntnisse aber müssen wir hier ebenso wie physikalische, anatomische und morphologische Kenntnisse voraussetzen, die gleichfalls für die Physiologie ein unentbehrliches Rüstzeug sind. Natürlich kann es nur erwünscht sein, wenn von anderen Tendenzen geleitet, in einer »Physiologischen Chemie« das physiologisch Interessante aus der reinen Chemie zusammengestellt oder auch dargethan wird, wie weit sich auf dem Boden der derzeitigen chemischen Erfahrungen bestimmte physiologische Probleme beleuchten lassen.

Selbstverständlich ist ein causales Verständniss der Stoffwechselvorgänge nur unter sorgfältiger Berücksichtigung der Einrichtungen, Eigenschaften und Fähigkeiten des Organismus möglich. Zudem wird bei dem gegenseitigen Bedingtsein von lebendiger Thätigkeit und Stoffumsatz dieser, trotz der besten Ernährungsbedingungen theilweise oder ganz sistirt, wenn sich selbstregulatorisch im Entwickelungsgang Ruhephasen (Winterruhe, Samenruhe u. s. w.) einstellen. Schon in diesen Wechselbeziehungen kommt ganz allgemein die Selbststeuerung zum Ausdruck, von welcher alle Functionen des Organismus beherrscht und gelenkt werden, wie es auch ganz unerlässlich ist, damit jederzeit eine den verschiedenen Verhältnissen und Bedingungen angemessene Thätigkeit zu Stande kommt. Vermöge dieser Selbstregulation, auf die wir noch in § 93 zu sprechen kommen, ändern sich im Laufe der Entwickelung die Bestrebungen und Umsetzungen in einzelnen oder in allen Zellen. Ausserdem wird durch Mangel oder Ueberfluss der Producte oder der Nährstoffe, sowie durch die verschiedensten Einwirkungen in mehr oder minder hohem Grade Beschleunigung oder Hemmung einzelner Functionen oder der Gesammtthätigkeit herbeigeführt.

Ich erinnere z. B. daran, dass nach Einstellung des Hautwachsthums der Protoplast durch Plasmolyse wiederum zur Production von Cellulose veranlasst wird, dass eine gewisse Ansammlung von Zucker dessen fernere Bildung durch Kohlensäureassimilation (§ 54) oder auch durch Abspaltung sistirt, dass also durch Ansammlung von Zucker eine Deckung der Stärke etc. erreicht wird. Weiter unterlassen gewisse Pflanzen bei Genuss von Zucker die Herstellung der sonst reichlich erzeugten Diastase. Auch die Production mancher anderer Körper von Farbstoffen, Giften u. s. w. kann zeitweise oder permanent unterdrückt werden. Die weissen Spielarten von blauen Blüthen, die amygdalinfreie süsse Mandel u. s. w. lehren zugleich, dass ein solcher Verlust ohne Schädigung möglich ist. So gut wie der Organismus die in ihm normal vorhandenen Natriumverbindungen nicht nöthig hat, werden im Stoffwechsel eben auch entbehrliche Kohlenstoffverbindungen erzeugt, die desshalb sehr wohl eine ökologische Bedeutung haben können. Sogar unentbehrliche formative und plastische Stoffe werden vielfach, wie schon aus obigen Beispielen hervorgeht, nicht continuirlich gebildet, während eine Ausschaltung der Athmung, überhaupt des unmittelbar nothwendigen Betriebsstoffwechsels, unvermeidlich die normale Lebensthätigkeit stören muss.

Alle diese und andere Erfahrungen lassen unzweideutig erkennen, dass die einzelnen Functionen unter normalen Lebensverhältnissen nur submaximal in Anspruch genommen sind und demgemäss ebensowohl eine Verlangsamung, als auch eine Steigerung gestatten. Eine solche Reaction kommt aber, wie es ein regulatorisches Getriebe fordert, unter Umständen wesentlich nur in einer ein-

zelnen Stoffwechselthätigkeit (z. B. in der Production von Zucker, Enzymen u. s. w.) zur Geltung oder zieht weitere Kreise und ruft nicht selten gleichzeitig Hemmungen und Beschleunigungen hervor. Durch solche ungleiche Steuerung der Partialfunctionen wird u. a. auch erzielt, dass mit der Beendigung des Wachsthums die formative Stoffwechselthätigkeit mehr und mehr zurücktritt.

Gewisse Modificationen und Accommodationen sind ebenfalls unerlässlich, um mit ganz verschiedener organischer Nahrung, wie es besonders für die Pilze bekannt ist, das gleiche Ziel zu erreichen. Allerdings schliesst der wesentlich übereinstimmende Bau des lebendigen Protoplasmas nicht aus, dass (wie auch in Nachbarzellen) die anderweitigen Producte Differenzen zeigen. Fraglos werden sich auch bestimmte Kohlenstoffverbindungen in einem analogen Sinne wie gewisse Aschenbestandtheile (§ 73) in der Turgorleistung, als Reservestoffe oder in anderen Partialfunctionen vertreten.

Indess kann es keinem Zweifel unterliegen, dass vielfach und so insbesondere für den Aufbau des eigentlichen Protoplasmaleibes bestimmte Kohlenstoffverbindungen absolut unentbehrlich sind. Immerhin ist desshalb noch eine quantitative oder auch qualitative Verschiebung in dem eigentlichen Baumaterial möglich, wenn auch noch nicht erwiesen. Indess würde eine solche Substitution Thatsache sein, wenn, woran kaum zu zweifeln, Kalium zur Constitution des Protoplasmas gehört und wenn bei Pilzen an Stelle des K Rb treten kann (§ 73). Nicht unwahrscheinlich muss es aber dünken, dass in der auf Energiegewinn berechneten Athmungsthätigkeit (incl. Gährungen) Substitutionen in gewissen Grenzen zulässig sind. Denn wenn in den Nitrobacterien salpetrige Säure oder Salpetersäure, in anderen Pflanzen aber Kohlensäure das zu secernirende Endproduct der physiologischen Verbrennung ist, so kann der Athmungsprocess nicht in beiden Fällen identisch verlaufen und eine Substitution würde erreicht sein, wenn irgend ein Nitrobacterium sich auch mit der Verathmung von organischen Körpern zu behelfen versteht (vgl. § 63).

Aus der Fähigkeit der Pilze, mit sehr verschieden constituirten Kohlenstoffverbindungen zu gedeihen, ist nicht schlechthin auf eine Differenz in den letzten entscheidenden Actionen zu schliessen (§ 66). Denn diese können vermöge der vorausgehenden vorbereitenden Operationen ganz identisch verlaufen. Man wird sogar zu dieser Annahme geneigt sein, da in einem Pilze dieselben, auch dieselben plastischen Stoffe entstehen, gleichviel ob er mit Zucker, Weinsäure oder Chinasäure ernährt wird. Je nach den Nährstoffen werden aber ausserdem verschiedene Producte beobachtet, die sicher zum guten Theil aus den vorbereitenden Stoffumsetzungen stammen. Das ist ohne Frage der Fall, wenn aus Arbutin das nicht weiter verarbeitbare Chinon, aus Hippursäure die intact bleibende Benzoesäure abgespalten wird. Doch dürfte dasselbe auch für Pilze gelten, die bei alleiniger Ernährung mit Pepton massenhaft Ammoniak produciren.

Das ganze verwickelte Stoffwechselgetriebe vollzieht sich auch im einzelligen Organismus, in der einzelnen Zelle, deren Thätigkeit, wie früher (§ 7) betont, aus dem regulatorisch gelenkten Zusammenwirken der Organe und Organelemente resultirt, in der demgemäss u. a. in mannigfacher Weise räumliche Trennung und wechselseitiger Austausch zur Erreichung der Ziele nutzbar gemacht werden (§ 15 ff.). Dass dem so ist, lässt sich in der That klar und deutlich übersehen, wenn auch gerade die wichtigsten vitalen Operationen noch nicht entschleiert

sind. So ist es derzeit auch nicht zu entscheiden, ob z. B. die Zertrümmerung der Proteinstoffe u. s. w. im Betriebsstoffwechsel sich wesentlich zwischen den relativ stabilen Bauelementen (Micellen u. s. w.) abspielt oder ob diese selbst zur Erhaltung des Lebens und der Lebensthätigkeit in stetiger Zertrümmerung und Regeneration begriffen sind und begriffen sein müssen.

Will man zur Veranschaulichung dieses Getriebes im lebendigen Mikrokosmos nach einem Bilde suchen, so muss man nicht an eine chemische Einzelreaction, sondern an eine vielseitig arbeitende chemische Fabrik anknüpfen, die ebenfalls nach Maassgabe der Einrichtungen und Fähigkeiten, sowie in Abhängigkeit von dem Verarbeitungs- und Betriebsmaterial und den jeweiligen Bedürfnissen arbeitet und producirt. Dabei werden zur Erreichung der Ziele sehr gewöhnlich successive und oft zahlreiche Operationen in unmittelbarer Verkettung oder unter zeitlicher und räumlicher Trennung vorgenommen. Auf solche Weise und unter Anwendung verschiedener Combinationen gelingt es in der That aus demselben Rohmaterial ganz verschiedene Producte darzustellen oder auch denselben Körper aus anderem Material und vielleicht das eine Mal durch Abbau, das andere Mal durch Synthese zu gewinnen.

Dazu ist die Fabrik, will sie bestehen, genöthigt, den verschiedenen und veränderlichen Bedürfnissen und Verhältnissen Rechnung zu tragen und neben den fortlaufend erzeugten Producten (und Nebenproducten) die Darstellung anderer Stoffe zeitweise oder ganz ruhen zu lassen oder die Herstellung von anderen Präparaten oder die Benutzung von anderen Materialien aufzunehmen. Die Ausdehnung des Wirkungskreises ist indess immerhin begrenzt und schon die ungleichen Einrichtungen und Fähigkeiten bringen es mit sich, dass jede Fabrik in specifischer Weise schafft und producirt.

Ein Mensch, der Einfuhr und Ausfuhr controlirt, dem aber ein Einblick in das ihm in keiner Weise bekannte innerste Getriebe verschlossen ist, vermag schlechterdings nicht mit Sicherheit zu sagen, in welcher Weise und in wie mannigfachen Operationen und Verkettungen die ihm entgegentretenden Producte im Inneren des Gebäudes erzeugt werden. In analoger Weise stehen wir dem Organismus gegenüber, gegen dessen mannigfache und wunderbare Fähigkeiten und Leistungen alles das nur sehr einfach ist, was Menschenhände vollbringen und was demgemäss Menschengeist verhältnissmässig leicht durchschauen und begreifen kann.

Freilich hat Menschenhand noch keine Fabrik und keine Maschine construirt, die ihren ganzen Betrieb vollständig automatisch regulirt, sich selbstthätig erhält und nöthigenfalls durch Neubildung regenerirt (was übrigens, die immer erforderliche Zugänglichkeit von Bau- und Betriebsmaterial vorausgesetzt, für gewisse Maschinen wohl erreichbar wäre). Indess trotz aller Besonderheiten des Organismus ist der obige Vergleich des statischen Betriebes immerhin geeignet, um klar hervortreten zu lassen, wie nur eine unzureichende Induction und Logik sich vermessen kann, einfach aus dem Auftreten eines Productes das zur Erzeugung führende unsichtbare und unbekannte Walten und Schaffen abzuleiten. Aber ebenso kennzeichnet es Unkenntniss und Vernachlässigung dessen, was real über den Protoplasten und über das Lebensgetriebe bekannt ist, wenn die besonderen Einrichtungen und Fähigkeiten, sowie das regulatorische Wirken nicht gebührend berücksichtigt werden. Denn hiervon und von dem

Streben nach Thätigkeit hängt es in erster Linie ab, ob überhaupt ein Nährstoff umgesetzt wird. Wenn aber für den Augenblick, gleichviel aus welchen Gründen, etwa die Production von Eiweissstoffen nicht angestrebt wird, so unterbleibt dieselbe unter allen Umständen, selbst dann, wenn Asparagin, Zucker und alle Baumaterialien in bester Weise im Inneren des Protoplasten zur Verfügung stehen und zusammentreffen. Uebrigens wird auch durch räumliche Trennung erreicht, dass im Inneren einer winzigen Zelle die dicht neben einander befindlichen Stoffe nicht in Reaction treten.

Hand in Hand mit den übrigen Forschungsmitteln ist auch das vergleichende Studium verschiedener Pflanzen für die Aufhellung und das Verständniss der Stoffwechselprocesse von eminenter Bedeutung, deren Hauptaufgabe bei allen Organismen in der Schaffung der Bau- und Betriebsmittel gipfelt. Bei der ähnlichen Constitution des Genus Protoplast (§ 7) müssen demgemäss für den Aufbau dieses, also gerade für ein Hauptziel, allgemein dieselben oder doch nahe verwandte Körper formirt werden. Die speciellen Differenzen in den Stoffwechselvorgängen werden demgemäss hauptsächlich dadurch herbeigeführt, dass die Hauptaufgabe nicht immer in derselben Weise gelöst wird und dass in Verband hiermit besondere Stoffe als unvermeidliche Nebenproducte, oder für specielle Zwecke abfallen und entstehen. Desshalb werden als naturgemässe Folge der Anpassung an besondere Lebens- und Wirkungsweise die weitgehendsten Abweichungen von den höheren Pflanzen gerade bei den niederen Organismen gefunden, unter denen es sogar solche giebt, die es verstehen, ohne Mithilfe des freien Sauerstoffes die nöthige Betriebsenergie zu gewinnen. Wie indess das anaerobe und aerobe Leben durch Bindeglieder verknüpft ist (Kap. IX), so fehlt es unter den Bacterien nicht an Repräsentanten, die wie höhere Pflanzen Kohlensäure als einziges Endproduct des Betriebsstoffwechsels ausscheiden. Sobald aber in diesem dauernd andere Producte entstehen, müssen auch diese, wie schon hervorgehoben wurde, nothwendig secernirt werden, sofern sie der Organismus nicht oder nicht ausreichend verarbeitet. Bei manchen Pilzen und Bacterien ist aber schon durch die Culturbedingungen und Ernährungsweise zu erreichen, dass entweder nur Kohlensäure oder daneben sehr reichlich andere Stoffwechselproducte ausgeschieden werden (§ 85, 86 u. s. w.). Bei dauernder Entfernung kann natürlich eine weit grössere Stoffmenge producirt werden, als bei Verbleib im Organismus und desshalb vermögen die secernirten Gährungsproducte in so reichlicher Menge aufzutreten.

An Mannigfaltigkeit der Producte geben indess die höheren Pflanzen den niederen nichts nach. Wenn es schliesslich in Bezug auf physiologische Zwecke und Ziele nicht nur auf die chemische Constitution ankommt, so ist doch bei einem Gesammtvergleich nicht zu verkennen, dass sich in den niederen Organismen kaum ein Körper findet, der nicht selbst oder durch eine verwandte Verbindung in irgend einer höheren Pflanze vertreten ist. Zudem haben diese und noch mehr die Bacterien in verwandten Organismen weitgehende Unterschiede in Bezug auf die Stoffwechselproducte aufzuweisen.

Alle diese Erwägungen und Erfahrungen lassen keinen Zweifel, dass die Stoffwechselthätigkeit der höheren und niederen Pflanzen dem Wesen der Sache nach übereinstimmt. Dasselbe gilt, wie schon § 50 betont wurde, für Thiere und Pflanzen. Wenn sich schon bei alleiniger Berücksichtigung höherer ani-

malischer Wesen eine grosse Aehnlichkeit der Stoffwechselthätigkeit herausstellt[1]), so ist mit Sicherheit zu erwarten, dass viele der noch nicht näher untersuchten niedersten Thiere in ihren Producten weit mehr mit gewissen Pflanzen, als mit den höher stehenden Thieren übereinstimmen. Der gelegentlich immer noch behauptete grundsätzliche Unterschied des animalischen und vegetabilischen Stoffwechsels ist, wie § 50 gezeigt wurde, einer gänzlichen Verkennung der auf Betrieb und Aufbau und der auf Nahrungsgewinn berechneten Umsetzungen entsprungen. Zu den letzteren zählt ausser der photosynthetischen Kohlensäureassimilation u. a. die ebenfalls nicht allen Pflanzen zukommende Eiweisssynthese, die es durch dauernde Regeneration ermöglicht, dass trotz der fortwährenden Zertrümmerung von Proteinstoffen eine Secretion stickstoffhaltiger Excrete fehlt, die indess bei denjenigen Organismen nöthig wird, welche Proteinstoffe nicht wieder aus den Zerfallsproducten aufbauen und demgemäss von Aussen beziehen müssen (§ 64, 68).

Die Analyse von Pflanzen kann zunächst nur die in der Pflanze vorhandenen Stoffe nachweisen, mit deren Existenz aber unter Berücksichtigung des verarbeiteten Nährmaterials das Endziel verschiedener Stoffmetamorphosen markirt ist. Es ist dieses immer möglich, wenn das Verschwinden eines Körpers und das gleichzeitige Auftreten eines oder einiger anderer Körper unter Umständen stattfindet, die jenen als das einzig mögliche Bildungsmaterial für diesen oder diese kennzeichnen. Das wird zuweilen schon durch die qualitative, in anderen Fällen erst durch die quantitative Analyse unter Berücksichtigung aller in der Pflanze vorhandenen Körper erreicht. Auf diese Weise werden indess über den Verlauf und die Ursachen der Umwandlungen, sowie über den Ort, wo sich dieselben abspielen, keine oder doch nur unzureichende Kenntnisse gewonnen. Zudem gestatten die chemischen Kenntnisse und die analytischen Methoden gar nicht, die Gesammtheit der in der Pflanze vorkommenden Verbindungen zu definiren und zu isoliren, und die real isolirten Stoffe sind ohne Frage in der lebenden Pflanze öfters in leicht zerfallenden Verbindungen enthalten.

Immerhin liefert die makrochemische Analyse den Rahmen und den Boden für die weitere Forschung, auch für die Ausnutzung mikrochemischer Methoden, deren Aufgabe es nicht ist, neue Pflanzenstoffe zu entdecken, sondern zunächst den Ort und eventuell die Form des Vorkommens näher zu präcisiren, als es durch makrochemische Methoden möglich ist. Unter Beachtung der räumlichen und zeitlichen Vertheilung in der Zelle und in den Zellen lassen sich in der That mannigfache Schlussfolgerungen über die Metamorphosen und deren Bedeutung ableiten oder doch in eine präcisere Fassung bringen, als es auf Grund einer makrochemischen Analyse der ganzen Pflanze oder einzelner Organe der Pflanze möglich ist. Indess erlaubt in anderen Fällen die makrochemische quantitative Bestimmung und die auf dieser fussende Bilanz Schlüsse, welche die nur qualitativen mikrochemischen Methoden nicht ermöglichen.

Aus diesen und anderen Thatsachen ist indess, wie hervorgehoben, der nähere Verlauf und die Causalität der zum Ziele führenden Processe nicht schlechthin abzulesen und nur unter vollster Berücksichtigung aller Hilfsmittel und Eigenschaften des Organismus ist durch geistige Verarbeitung ein Eindringen in die sich im allgemeinen unsichtbar abspielenden Processe möglich,

---

1) Vgl. E. Schulze, In wie weit stimmen Pflanzenkörper u. Thierkörper in ihrer Zusammensetzung überein? 1894. (Separat. a. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Ges. z. Zürich Bd. 39.)

aus denen als sichtbare Zeugen die Producte hervorgehen. In solchen Bestrebungen heiligt der Zweck die Mittel, und eine allgemeine Methodik ist natürlich nicht anzugeben, da alle irgend zugänglichen Mittel, directe und indirecte Indicien, sowie die verschiedenen experimentellen Combinationen von Fall zu Fall nutzbar gemacht werden müssen.

Sehr wichtige und unentbehrliche Hilfsmittel in solchen Bestrebungen sind in jedem Falle die makrochemischen und mikrochemischen Methoden, auf die wir indess nicht eingehen können. Einiges über makrochemische Methoden für physiologische Zwecke ist u. a. bei Hoppe-Seyler, Handbuch der physiol. chem. Analyse 1893, J. König, Untersuchung landwirthschaftl. u. gewerblich wichtiger Stoffe 1891, Dragendorff, Qualit. u. quantit. Analyse der Pflanzen 1882 u. s. w., sowie in den Specialarbeiten zu finden. Eine gute Zusammenstellung der üblichen mikrochemischen Methoden bietet die »Botanische Mikrotechnik von A. Zimmermann 1892«. Uebrigens werden physiologische Methoden, unter diesen auch solche, in welchen das Reactionsvermögen eines anderen Organismus als Reagens benutzt wird, sicherlich noch viel ausgedehnter nutzbar gemacht werden können. Ich erinnere an den Nachweis von Sauerstoff mit Hilfe der Bacterien (§ 52), von Aepfelsäure oder von Rohrzucker mittelst Samenfäden[1]). Durch solche Methoden kann sogar eine annähernde quantitative Bestimmung erreicht und controlirt werden, ob und an welcher Stelle ein Körper aus der Zelle austritt.

Ueber die in den Pflanzen vorkommenden Körper und ihre Eigenschaften geben die Handbücher der Chemie und ausserdem z. B. Husemann, Die Pflanzenstoffe 1882—84, Ebermayer, Physiol. Chemie 1882 Auskunft. In dem Handbuch der Kohlenhydrate von Tollens 1888 und 1895 sind diese Körper ausführlich behandelt und das wesentliche, was über die Chemie der Eiweissstoffe bekannt ist, findet sich in der p. 54 citirten Literatur. Ebensowenig kann hier auf die Zusammensetzung verschiedener Pflanzen und die Veränderung dieser Zusammensetzung in verschiedenen Culturbedingungen und Entwickelungsphasen eingegangen werden. Die hauptsächlichste Specialliteratur ist bei Gelegenheit der allgemeinen Betrachtungen in Kap. VII—X citirt. Jedenfalls wäre eine übersichtliche Zusammenstellung aller vorliegenden Untersuchungen, insbesondere auch der auf verschiedene Entwickelungsstadien bezüglichen sehr verdienstvoll und erwünscht. Den physiologischen Gesichtspunkten ist naturgemäss bei »König, Chemie der Nahrungs- und Genussmittel 1889, 3. Aufl.« keine Rechnung getragen. Ueber die chemische Zusammensetzung von Pilzen und Bacterien finden sich einige Angaben bei Zopf, Pilze 1890, p. 117; Flügge, Mikroorganismen 2. Aufl. 1896, Bd. 1, p. 93; Marschall, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, Bd. 3, p. 154.

Historisches. Schon in den Uranfängen der Physiologie begegnen wir begreiflicher Weise der Annahme von Stoffumwandlungen in der Pflanze, die sich ja aus der einfachen Erwägung ergeben, dass in der Pflanze die verschiedensten Körper entstehen, welche ihr in der Nahrung nicht geboten sind[2]). Aber freilich erst viel später wurden bestimmte Umwandlungen des in die Pflanze eingeführten Nährmaterials in einer dem wahren Sachverhalt entsprechenden Weise gedeutet. So wies Rollo[3]) auf die Zuckerbildung beim

1) Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 413, 432; 1888, Bd. 2, p. 633.

2) Vgl. Sachs, Geschichte d. Bot. 1875, p. 492.

3) Rollo, Annal. d. chimie 1798, Bd. 25, p. 40.

Keimen der Gerste hin, und Senebier[1]) sprach Stärke und Oel der reifen Samen als aufgespeichertes Nährmaterial an, aus welchem bei der Keimung, die er der Gährung verglich, die verschiedensten Stoffe hervorgehen. Nachdem dann Saussure[2]) in dem Verfolg des Athmungsprocesses die Abnahme der Trockensubstanz beim Keimen von Samen festgestellt hatte, wurde wohl zuerst von Proust[3]) eine vergleichende chemische Analyse eines Samens der Gerste, im ungekeimten und gekeimten Zustand, versucht und aus dem Vergleich der Resultate auf Stoffmetamorphosen, so auf die Entstehung von zuckeartigen Stoffen geschlossen. Durch solche vergleichende Analysen constatirte weiterhin Saussure[4]) die Entstehung von Zucker und dextrinartigen Stoffen aus der beim Keimen des Weizens verschwindenden Stärke und später[5]) auch die Zuckerbildung aus Oel beim Keimen von fetthaltigen Samen. Waren auch die analytischen Methoden mangelhaft, so war doch der Weg vergleichender Untersuchungen betreten, dessen Verfolgung durch spätere Forscher, wie Hellriegel (1855), Oudemans und Rauwenhoff (1859) u. A. den makrochemischen Boden unserer Kenntnisse über Stoffmetamorphosen schuf.

Die zuvor mehr vereinzelt benutzten mikrochemischen Methoden wurden dann weiter ausgebildet und zuerst systematisch zum Verfolg der Stoffumwandlungen in der Pflanze benutzt von Sachs[6]), der auf Grund seiner Untersuchungen eine zusammenhängende Darstellung speciell über die Stoffmetamorphosen der plastischen Materialien und über deren Bedeutung für die Stoffwanderung, für den Aufbau wachsender Pflanzentheile u. s. w. lieferte[7]). In dieser Richtung entspricht diese Darstellung, so weit es sich um stickstofffreie Stoffe handelt, unseren heutigen Erfahrungen, nach denen indess auch die Proteinstoffe vielfach tiefgreifende Zerspaltungen erfahren (§ 80). Die principielle Uebereinstimmung des vegetabilischen und animalischen Bau- und Betriebsstoffwechsels wurde in der I. Auflage dieses Buches nachdrücklich demonstrirt und betont.

§ 78. Ausblick auf die verbreiteten Stoffwechselproducte.

Würde es in physiologischer Hinsicht am wünschenswerthesten sein, die einzelnen Stoffwechselfunctionen für sich und in ihrem Zusammenhang zu beleuchten, so ist es bei unseren lückenhaften Kenntnissen doch vortheilhafter, zum Ausgangspunkt der Betrachtungen die Zeugen der Thätigkeit zu wählen,

---

1) Senebier, Physiolog. végétal. 1800, Bd. 3, p. 406. Vgl. auch de Candolle, Physiol. 1833, Bd. I, p. 170 u. 266.

2) Saussure, Rech. chim. 1804, p. 16.

3) Proust, Annal. d. chim. et d. physique 1817, Bd. 5, p. 342. — Bérard (ebenda 1821, Bd. 16, p. 152 u. 225) stellte vergleichende Analysen mit Früchten verschiedener Reifungsstadien an.

4) Saussure, Mémoir. d. l. soc. d. physique et d'hist. naturell. d. Génève 1833, Bd. 6, p. 237.

5) Saussure, Bibl. univers. d. Génève 1842, Bd. 40, p. 370.

6) Sachs, Ueber einige mikroskopisch-chemische Reactionsmethoden. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1859, Bd. 36, p. 5, u. Keimung d. Schminkbohne ebenda 1859, Bd. 37, p. 57. Ueber d. Stoffe, welche das Material zum Wachsthum d. Zellhäute liefern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 183.

7) Vgl. auch Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanze 1858, p. 99 u. 147.

also Stoffe und Stoffgruppen in Bezug auf ihre Bedeutung und Verwendung im Bau- und Betriebsstoffwechsel zu besprechen (vgl. § 77). Demgemäss haben wir hier nicht auf die ökologische Rolle von Körpern einzugehen und dieserhalb können nur beiläufig diejenigen aplastischen Stoffe gestreift werden, über deren Beziehungen zum Stoffwechsel nichts weiteres bekannt ist. Ohnehin sind hier nicht alle Einzelheiten und alle vorkommenden Stoffwechselproducte zu berücksichtigen, da eine allgemeine Physiologie nur die Hauptzüge und das Wesen der Stoffwechselthätigkeit zu schildern und durch Beispiele zu illustriren hat. Eben desshalb ist das Anküpfen an Stoffe und Stoffgruppen nur ein Nothbehelf, da oft derselbe Körper zu ganz verschiedenen Zwecken verwandt wird, und für Erreichung bestimmter Ziele sehr gewöhnlich Körper von heterogener chemischer Constitution zusammenwirken. Aus diesen und anderen Gründen vermag auch eine Eintheilung in formative Baustoffe, plastische Stoffe und aplastische Stoffe zwar allgemeine Beziehungen zum Stoffwechsel anzudeuten, aber nicht eine scharfe Begrenzung von Stoffen und Stoffgruppen zu gewähren (§ 77). Da aber bei Betrachtung einzelner Stoffgruppen der Gesammtzusammenhang unvermeidlich zurücktritt und da z. B. fernerhin die getrennte Behandlung der stickstofffreien und stickstoffhaltigen formativen und plastischen Stoffe vortheilhaft erscheint, so sollen hier einige allgemeine Erörterungen vorausgeschickt werden (Ueber Stoffwanderung vgl. Kap. X). Auch in diesen kann indess aus den schon § 74 angeführten Gründen das Mitwirken der Aschenbestandtheile nicht näher berücksichtigt werden.

Unter allen Umständen muss jeder Organismus alle diejenigen Stoffe formiren, die für seinen Aufbau nothwendig sind. Dazu bedarf der Protoplast neben verschiedenen Eiweissverbindungen stets noch einige andere Körper, deren Vorkommen allerdings zunächst unentschieden lässt, ob sie zu der eigentlichen Leibessubstanz zu zählen sind (§ 7, 11). Vom lebendigen Protoplasten wird weiter die Zellwand zumeist aus Cellulose, doch auch aus Chitin formirt und weiterhin öfters in chemischer Hinsicht modificirt (§ 84). Ferner wird der nöthige Turgor durch verschiedene Stoffe erreicht. Denn jede Anhäufung eines gelösten Stoffes bringt eine entsprechende osmotische Leistung hervor, doch scheinen speciell organische Säuren nutzbar gemacht zu werden, wenn es speciell auf die Herstellung und Regulation des Turgors abgesehen ist (§ 24). Dieser Zweck ist mit der Präsenz des gelösten Stoffes erreicht, während es zur Erzielung des Wachsthums des Protoplasten u. s. w. der Einfügung des Baumateriales in richtiger Weise und am richtigen Platze bedarf.

Während es bei den typischen Baustoffen auf eine gewisse Stabilität in allem Wechsel ankommt, werden gerade durch die Verarbeitung die plastischen Stoffe, die Nährstoffe gekennzeichnet. Denn Nährstoffe, die zu kurzer oder längerer Ruhe gespeichert werden, sind auch die Reservestoffe, die überall wo es darauf ankommt, für die zukünftige Thätigkeit deponirt werden, mit denen z. B. der Same von der Mutterpflanze ausgestattet wird, um die Keimpflanze soweit zu bringen, dass sie befähigt ist, sich selbstthätig zu erhalten und fortzubilden (Kap. X).

Ernährungsversuche mit Pilzen lehren am besten, dass sehr verschiedene Stoffe als plastisches Material verwendbar sind, dass ferner den einzelnen Arten specifisch verschiedene Fähigkeiten und Spannweiten eigenthümlich sind (§ 66).

Bei den Phanerogamen aber, denen man nicht beliebige Kohlenstoffverbindungen von Aussen zuführen kann, lässt sich nicht so leicht der Umfang dieser Fähigkeiten feststellen, die keineswegs durch die selbsterzeugten Producte charakterisirt sind, denn auch die Pilze verarbeiten viele Stoffe, die sie in ihrem Stoffwechsel nicht bilden und die ihnen in der Natur nicht begegnen. Doch dürften wenigstens die Fähigkeiten der omnivoren Pilze die der höheren Pflanzen übertreffen, welche freilich in der Eiweisssynthese ein Können zum Ausdruck bringen, das gewissen Pilzen abgeht.

In den autotrophen Pflanzen werden übrigens alle Kohlenstoffverbindungen und somit auch die transitorisch auftretenden und die bleibenden Körper aus dem Producte der Kohlensäureassimilation, also aus einem Kohlenhydrat (§ 54), durch die Stoffwechselthätigkeit geschaffen. Durch diese wird auch dafür gesorgt, dass durchgehends als Reservematerial in den höheren und niederen Pflanzen gleichzeitig stickstofffreie und stickstoffhaltige Stoffe (natürlich im Vereine oder in Verbindung mit Aschenbestandtheilen) deponirt werden.

Als stickstofffreie Reservestoffe treten vornehmlich verschiedene lösliche und unlösliche Kohlenhydrate (Zuckerarten, Stärke, Cellulosen u. s. w.), ferner fette Oele, gelegentlich auch organische Säuren u. s. w. auf. Manche dieser Stoffe erfreuen sich einer allgemeineren Verbreitung, während sich andere nur in bestimmten Pflanzen finden. Jedoch ist keine einzelne Verbindung absolut nothwendig, da eine gegenseitige Vertretung der Reservestoffe und auch der Wanderstoffe in verschiedenen oder auch in derselben Pflanze möglich ist. So findet man in den Samen mancher Pflanzen Oel, in denen anderer Stärke und zuweilen wurde in den Samen einiger Gräser, in welchen normal Stärke vorhanden ist, fettes Oel beobachtet[1]). Die Substitutionsfähigkeit wird auch dadurch angezeigt, dass die Pflanze z. B. aus Oel Stärke oder Zucker erzeugt oder auch die umgekehrte Verwandlung durchführt. Desshalb ist es wohl zu begreifen, dass die Reservestoffe in verschiedenen Organen derselben Pflanze nicht selten different oder dass einige Reservestoffe in derselben Zelle vereint sind. Gleiches gilt für die stickstoffhaltigen Reservestoffe, die uns insbesondere als verschiedene Eiweissstoffe und Amide entgegentreten. Indess functioniren gelegentlich auch anorganische Stickstoffverbindungen als Reservematerial.

Aus dem Vergleich der zur Verfügung stehenden Nahrung und der aufgestapelten Reservestoffe ergiebt sich ohne weiteres, dass zum Zwecke des Magazinirens mannigfache und oft weitgehende Umsetzungen stattfinden. So wird z. B. nicht selten aus dem zuwandernden Zucker Stärke oder Oel, aus den zuströmenden Amiden u. s. w. Eiweissmaterial gebildet. Aber auch da, wo keine auffälligen Metamorphosen bemerklich werden, dürfte doch der Regel nach durch eine leichtere Umwandlung oder Bindung die Herstellung einer nicht exosmirenden Verbindung und damit die Speicherung erreicht werden (§ 22). Ebenso wird das Mobilisiren und Auswandern der Reservestoffe durch leichte Umsetzungen oder tiefgreifende Zertrümmerungen vermittelt, die sich auf den Transportwegen nicht selten in gleicher oder anderer Weise öfters wiederholen (Kap. X).

---

1) Nägeli, Die Stärkekörner 1858. p. 536; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1872, Bd. 8, p. 490.

Hierbei wird umgekehrt häufig Zucker aus Stärke oder Oel formirt und Eiweissstoffe werden nicht selten so zerspalten, dass Amidkörper und sogar Ammoniak entstehen und dass P, S u. s. w. aus ihrer organischen Bindung gerissen werden (§ 74).

Da, wo diese und andere Umwandlungen zeitlich und räumlich getrennt verlaufen, gestatten sie einen guten Ueberblick der Metamorphosen, die aber nur darauf berechnet sind, die Nährstoffe in der Pflanze zu fixiren und seiner Zeit den Verbrauchsorten zu definitiver Verarbeitung zuzuführen. Dieses Ziel ist ohne Aufwand und ohne Verluste nicht zu vollbringen und bei der durchgehends ökonomischen Wirthschaft im Organismus ist anzunehmen, dass da, wo tiefe Zertrümmerungen mitspielen, auf diese Weise am besten die Gesammtaufgabe gelöst wird (vgl. Kap. X).

In den verarbeitenden Zellen haben die Nährstoffe allgemein zur Deckung verschiedener und veränderlicher Bedürfnisse zu dienen. Zu diesen zählt auch die Formation und Incorporation der Baustoffe, deren Erzeugung je nach Aehnlichkeit oder Unähnlichkeit mit dem zuwandernden Materiale, wie alle Assimilation, eine grössere oder geringere Metamorphose erfordert. Eine gewisse Differenz in der Constitution oder Bindung dürfte indess die Regel sein, und soweit unsere derzeitigen Erfahrungen ein Urtheil gestatten, scheinen im allgemeinen die den Protoplasten aufbauenden Proteinstoffe (Organeiweiss) in etwas von den Reserveeiweissstoffen, ferner u. a. die Baustoffe der bleibenden Zellwand von den Reservecellulosen abzuweichen. Ist ein solches Verhältniss durchaus zweckentsprechend, so kann es doch nicht als unbedingt nothwendig gefordert werden. Denn da die Eigenschaften und Eigenthümlichkeiten des Organismus in jedem Falle durch die besondere Zusammenfügung der aufbauenden Substanzen bedingt sind, so ist die nutzbringende Einfügung eines Körpers in die Organisation auch ohne eine chemische Metamorphose denkbar.

Thätigkeit und Wachsthum werden immer bedingt und gelenkt durch die Gesammteigenschaften des Protoplasten, der im Wachsen und Vermehren seine Artcharaktere bewahrt. In diesem stetigen Wechsel werden aber sicherlich je nach den Entwickelungsstadien und Bedingungen gewisse Verschiebungen in der physikalischen nnd chemischen Constitution einzelner Theile vollführt und so mögen gelegentlich in den Bau Verbindungen incorporirt werden, die bis dahin nicht vorhanden waren (Kap. II). Auch in dem umgebenden Zellwandgehäuse werden durch Vermittelung und im Dienste des Protoplasten verschiedene Veränderungen durch chemische Metamorphose des Vorhandenen oder durch Einlagerung fremder Körper, resp. durch combinirte Operationen erzielt und durchgeführt (§ 84).

Wurden bis dahin immer gleichzeitig stickstofffreie und stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindungen gefunden, so ist doch eine solche Combination der Reservestoffe nicht unbedingt zu fordern. Denn die Pflanzen gedeihen auch dann, wenn ihnen als einzige Kohlenstoffverbindung Zucker und daneben der Stickstoff, sowie alle übrigen Elemente als anorganische Salze geboten sind. Ferner kommen Pilze fort, wenn ihnen als einzige Kohlenstoffverbindung Proteinstoffe zur Verfügung stehen. In diesem Falle müssen nothwendig als Endproducte des Stoffwechsels Stickstoffverbindungen ausgeschieden werden. In Hinsicht auf die Stickstoffökonomie, welche die Pflanze im allgemeinen betreibt, ist es aber

bei Samen u. s. w. wichtig, dass ein solcher Verlust durch die Mitgabe oder die Zufuhr von anderen Kohlenstoffverbindungen zumeist vermieden wird.

Welcher Art immer das Reservematerial sein mag, jedenfalls ist durch dessen Verarbeitung den verschiedensten Ansprüchen und Functionen Genüge zu leisten. Aus diesen Erwägungen ergiebt sich von selbst, dass nicht etwa specielle Stoffe für Athmen, Zellhautbildung u. s. w. vorgebildet und magazinirt sind. Uebrigens ist auch schon früher (§ 66) hervorgehoben, dass sich nicht besondere Nährstoffe für Athmen, Hautproduction, Keimen u. s. w. unterscheiden lassen, womit natürlich nicht ausgeschlossen ist, dass bei Darbietung von Nahrungsgemischen die eine Kohlenstoffverbindung vorwiegend zur Deckung der Athmung, die andere vorwiegend für die Eiweisssynthese u. s. w. benutzt wird. Durch die vorbereitenden Schritte wird aber ermöglicht, dass bei ganz verschiedener Nahrung der Schlussact eines bestimmten Stoffwechselprocesses identisch verlaufen kann (§ 66, 77).

Für die Baustoffe ist mit der Art der Verwendung der Ort ihres Vorkommens charakterisirt. Die Unterbringung und Vertheilung der plastischen Stoffe in den einzelnen Organen der Pflanze kommt in Verbindung mit der Stoffwanderung in Kap. X zur Behandlung. Abgesehen von den Reservecellulosen sind die Reservestoffe im Inneren der lebendigen Protoplaste und zwar theilweise in den Vacuolen, theilweise in dem Protoplasma magazinirt. Natürlich befinden sich in den turgescenten Zellen die löslichen Körper in Lösung, während Stärke in Körnerform, Oel entweder in sichtbaren Tröpfchen oder auch so fein verteilt auftritt, dass es erst wahrnehmbar wird, nachdem ein Zusammenfliessen in Tröpfchen bewerkstelligt ist[1].

Die in Wasser löslichen Reservestoffe, die löslichen Kohlenhydrate, Amide, Proteinstoffe, organische Säuren u. s. w. werden augenscheinlich vorwiegend in den Vacuolen (Zellsaft) aufgespeichert. In diesem sammelt sich auch bei ansehnlicher Anhäufung ein grosser Theil des fetten Oeles (Fettsamen u. s. w.), während die Stärke normaler Weise an ihrem Bildungsorte, im Protoplasma zu verharren scheint. Im Protoplasma ist ohnehin die allgemeine Bildungsstätte der Stoffwechselproducte, auch derjenigen zu suchen, die in den Vacuolen der eigenen oder benachbarter Zellen, sei es mit oder ohne chemische Metamorphosen zur Speicherung oder sonstigen Verwendung kommen. Die magazinirten Körper aber werden je nach Bedürfniss wiederum in das Protoplasma zurückgeführt, das sie auch (wie ebenfalls die von Aussen hinzutretenden Stoffe) zu durchwandern haben, um nach anderen Orten zu gelangen. Ueberhaupt sind die Vacuolen wichtige Organe, die im Dienste des Protoplasmas in mannigfacher Weise, u. a. dazu verwandt werden, Stoffe zu magaziniren, oder durch räumliche Trennung für Fortführung oder Verhütung von Reactionen zu sorgen (vgl. § 7, 19, 22, 93).

Alles das ist selbstverständlich nicht nur für die plastischen, sondern für alle Stoffwechselproducte zu beachten. Von diesen sind augenscheinlich die löslichen aplastischen Stoffe, soweit dieselben zum Verbleib in der lebenden Zelle bestimmt sind, der Hauptsache nach in den Vacuolen untergebracht. Diese Localisirung ist für die gelösten Farbstoffe sogleich zu übersehen, welche, wie auch

1) Vgl. u. a. **Hofmeister**, Pflanzenzelle 1867, p. 2.

manche andere Stoffe, durch die Einschränkung auf bestimmte Vacuolen eine ungleiche functionelle Bedeutung dieser Organe kennzeichnen. Die Wichtigkeit einer solchen Separirung in den Vacuolen ist zudem für Gerbsäure, Gifte, überhaupt für alle diejenigen Stoffe eine Nothwendigkeit, die bei dem Eindringen in das Protoplasma dieses schädigen oder tödten würden. Sehr anschaulich wird das durch gewisse Anilinfarben demonstrirt, die trotz ihrer ungemeinen Giftigkeit ohne Nachtheil für die Pflanze im Zellsaft in grosser Menge gespeichert werden (§ 16).

Einen dem Stoffwechsel anheimfallenden Körper wird man im allgemeinen als plastisch bezeichnen, wenn auch zuweilen eine Verarbeitung den alleinigen Zweck haben mag, einen bestimmten Körper zu beseitigen (vgl. Oxalsäure § 86). Da aber das Einbeziehen in den Umsatz immer durch die specifischen und jeweiligen Eigenschaften und Verhältnisse geregelt ist, so kann sehr wohl ein plastischer Stoff unter bestimmten Umständen oder in einzelnen Organen oder Zellen einer Pflanze zeitweise oder dauernd intact bleiben. Auf diese Weise werden sogar typische Reservestoffe geschützt, während im Hungerzustand Körper verarbeitet werden, die sich unter normalen Verhältnissen wie aplastische Körper verhalten. Ueberhaupt ist immer zu beachten, dass in der Nothlage nicht selten schlummernde Fähigkeiten geweckt werden, dass desshalb auch durch das Geschehen im Hungerzustand nicht schlechthin die normalen Stoffwechselvorgänge gekennzeichnet werden.

Aber selbst die hungernde Pflanze vermag nicht an allen Orten das real plastische Material aufzuzehren. So verschwindet z. B. die Stärke gewöhnlich nicht aus den Schliesszellen der Spaltöffnungen, aus den Zellen der Wurzelhaube und in manchen Fällen ist in der absterbenden Zelle noch ziemlich viel Zucker vorhanden. Wo dieser (oder ein anderer plastischer Stoff) zu osmotischer Leistung dient, ist ein solches Resultat die natürliche Folge davon, dass der Tod eintritt, bevor der Turgor erlischt[1]. Plastische Stoffe werden eben auch zu Functionen verwandt, in denen es auf den Verbleib ankommt, in denen von diesem Verbleib das Leben abhängt. Desshalb würde das lebendige Protoplasma selbst dann nur bis zu einer gewissen Grenze von seiner eigenen Leibessubstanz zehren können, wenn es durchaus aus gut plastischen Stoffen aufgebaut wäre. Der Regel nach scheinen allerdings für diesen Aufbau vorwiegend solche Proteinstoffe verwandt zu sein, die nicht oder doch nicht besonders leicht im eigenen Stoffwechsel verarbeitet werden. Immerhin vermögen manche Pilze und Bacterien die plasmatische Leibessubstanz und die Zellhaut der abgestorbenen Individuen derselben Art als Nährmaterial zu benutzen. Ohne Frage wird aber die Selbstverdauung während des Lebens allgemein nicht nur durch die chemische Qualität des Baumaterials, sondern ganz wesentlich auch durch die Baueinrichtungen und die damit verknüpfte regulatorische Lenkung des Stoffwechsels verhindert.

Aus alle dem geht wiederum hervor, dass selbst mit Bezug auf einen bestimmten Organismus eine scharfe Abgrenzung von formativen, plastischen und aplastischen Stoffen unmöglich ist. Zudem lehren besonders die Pilze (incl. Bac-

---

1) Vgl. Stange, Bot. Ztg. 1892, p. 277; Copeland, Einfluss von Licht u. Temper. auf Turgor. 1896.

terien), dass ein guter Nährstoff von einem anderen Organismus vielleicht gar nicht verarbeitet wird. Für den Kreislauf in der Natur (§ 51) aber ist es bedeutungsvoll, dass fast alle Producte des vegetabilischen und animalischen Stoffwechsels von irgend einem der heterotrophen Organismen nutzbar gemacht oder doch zersetzt werden. Das gilt auch für die typisch aplastischen Stoffwechselproducte, z. B. für Gerbstoffe, Wachs, Alkaloide, Farbstoffe u. s. w. und selbst Harze scheinen von gewissen Bacterien angegriffen zu werden.

Da auch manche plastische Stoffe nur in einzelnen Pflanzen oder in geringer Menge auftreten, so wird durch ein solches Indicium nicht die Unverwendbarkeit im Stoffwechsel angezeigt. Doch ist begreiflich und nicht zu verkennen, dass von der gewaltigen Zahl der besonderen Stoffe, die nur von einer beschränkten Zahl von Arten und zumeist in geringer Menge producirt werden, wohl die meisten zu den aplastischen Körpern zählen. Mögen diese nun, wie die Enzyme im Dienste des Stoffwechsels functioniren oder wie Farbstoffe, ätherische Oele, Alkaloide u. s. w. zu ökologischen Zwecken bestimmt sein, so entspricht es doch durchaus dem allgemein zweckentsprechenden und ökonomischen Schaffen und Walten, wenn zur Erreichung des jeweiligen Zieles schon eine geringe Stoffmenge ausreicht. Ja in solchen Erwägungen wird man direct fragen müssen, ob und warum aplastische Verbindungen, wie die Gerbstoffe, häufig in grösserer Menge producirt werden.

Für das Verständniss der Stoffwechselvorgänge ist es unter allen Umständen wichtig und wohl zu beachten, ob ein Körper seiner selbst halber, also in Absicht auf bestimmte Ziele erzeugt wird, oder nur beiläufig, als Neben- und Endproduct abfällt (§ 50, 77). Auf ersteres wird man im allgemeinen mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen dürfen, wenn ein (aplastischer) Stoff nur bis zu einem bestimmten Grenzwerth formirt wird, während ununterbrochene Production und Secretion zunächst auf ein zu beseitigendes Endproduct hindeuten. Als ein solches Excret wird bekanntlich allgemein die Kohlensäure, jedoch besonders in den Gährorganismen ein Heer von anderen Stoffen gebildet, wie Milchsäure, Buttersäure, Alkohole, Wasserstoff, Schwefelwasserstoff, Ammoniak u. s. w. Dabei ist aber zu beherzigen, dass auch die Entstehung dieser Excrete regulatorisch gelenkt wird, dass also ein zu beseitigendes Endproduct unter anderen Umsänden sogar von demselben Organismus aufgezehrt oder gar nicht erzeugt wird (vgl. § 50, 77; weitere Beispiele liefern die facultativen Anaeroben, die oxalsäurebildenden Pilze u. s. w.).

Die Stoffwechselthätigkeit muss nothwendiger Weise den obwaltenden Verhältnissen und Bedürfnissen entsprechen. In dieser Erwägung ist es geradezu selbstverständlich, dass in Verbindung mit der Anpassung an abweichende Lebensweise und Lebensbedingungen die aplastischen und plastischen Producte systematisch verwandter Pflanzen gelegentlich in weitgehendster Weise differiren. Das tritt uns, eben wegen der überaus mannigfachen Anpassungen, in besonders auffälliger Weise in der Gruppe der Bacterien entgegen. Doch fehlt es auch bei den Blüthenpflanzen nicht an erheblichen Unterschieden zwischen den Gliedern einer Familie und eines Genus, ja in derselben Pflanze können z. B. im Samen Oel und Proteinstoffe, in dem Rhizome aber Zucker und Amide als Reservematerial deponirt sein. Andererseits ist nicht zu verkennen, dass zuweilen die meisten Arten einer Familie oder eines Genus einen der weniger verbreiteten

plastischen Körper, wie Mannit, Dulcit, Glycogen, aufzuweisen haben. Solche Gemeinschaften treten im allgemeinen noch auffälliger bei Berücksichtigung der in der Pflanze verbleibenden aplastischen Producte hervor. Ich erinnere an das Chinin in dem Genus Cinchona, an die Vertretung des Populins in der Pappel durch das verwandte Salicin in der Weide. Indess tauchen selbst wenig verbreitete specifische Stoffe gar nicht selten in systematisch fernstehenden Pflanzen auf, wie z. B. Indigo, Cumarin, Chrysophansäure lehren. Ein allgemein durchgreifender Zusammenhang zwischen natürlicher Verwandtschaft und chemischer Natur der Stoffwechselproducte, wie ihn Rochleder[1]) vermuthet, besteht also nicht, gleichviel ob man die plastischen oder die aplastischen Producte ins Auge fasst.

§ 79. Die formativen und plastischen Stickstoffverbindungen.

Neben den nie fehlenden Proteinstoffen finden sich wohl in jeder Pflanze geringere oder grössere Mengen von anderen stickstoffhaltigen Stoffwechselproducten, deren functionelle Bedeutung indess nur theilweise bekannt ist. Insbesondere ist für Asparagin, ferner für Glutamin, Leucin und Tyrosin die Wiederverarbeitung in der erzeugenden Pflanze nachgewiesen. Dagegen kann man andere Amide und Amidosäuren (z. B. Phenylabanin, Amidovaleriansäure, Arginin), sowie Harnsäurederivate (z. B. Xanthin, Hypoxanthin, Guanin, Guanidin, Allantoin, Adenin, Coffein, Thein)[2]), die beim Keimen der Samen oder fernerhin auftreten, nur mit einiger Wahrscheinlichkeit als plastische Producte ansprechen. Zu diesen zählt in Pangium edule und einigen anderen Pflanzen eine reichlich producirte Cyanwasserstoffverbindung[3]) und möglicher Weise fungirt auch das Amygdalin als plastischer Stoff. Natürlich fallen auch die zuweilen reichlich aufgespeicherten Salze der Salpetersäure und des Ammoniaks fernerhin der Verarbeitung anheim. Dagegen sind augenscheinlich viele andere Verbindungen, wie Alkaloide, Glycoside u. s. w. (§ 87, 89), der Regel nach aplastische Körper, die zum guten Theil zu ökologischen Zwecken geschaffen werden.

Unter solchen Umständen ist wohl nie die Gesammtmenge des Stickstoffs in Form von Proteinstoffen gebunden. Auf diese dürfte in vegetirenden Pflanzentheilen im Durchschnitt etwa 50—90 Proc. des Stickstoffvorraths fallen und nach einigen beiläufigen Erfahrungen werden die Nichtproteinstoffe nur reducirt. wenn man die Pflanze durch einseitigen Stickstoffhunger zu thunlichst ökono-

---

1) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 259.

2) Eine Aufzählung mit Bezug auf die höheren Pflanzen bei E. Schulze. In wie weit stimmen Pflanzen- u. Thierkörper in ihrer chem. Zusammensetzung überein? 1894, p. 14, 19. (Separat. a. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Ges. in Zürich Bd. 39.) Weitere Angaben in den ferner zu citirenden Arbeiten von E. Schulze u. a. Ob auch Asparaginsäure, Glutaminsäure präformirt in den Pflanzen vorkommen, ist nicht sicher gestellt. aber nicht unwahrscheinlich. — Ueber Producte der Bacterien vgl. Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 168. — Nach Kellner, Versuchsstat. 1887, Bd. 33, p. 378 verhält sich Thein wie ein plastischer Stoff.

3) Treub, Annal. d. Jardin bot. d. Buitenzorg 1895, Bd. 13, p. 1 (vgl. § 70).

mischer Ausnutzung des disponiblen Stickstoffs veranlasst. Offenbar sind also aplastische Körper neben denjenigen Stickstoffverbindungen vorhanden, die als Translocations- und Reservestoffe functioniren. Als Reservematerial scheinen die löslichen Amide (so sei kurz gesagt, obgleich es sich auch um andere Verbindungen handelt) besonders in Rhizomen, Wurzeln, Knollen, Zwiebeln, überhaupt in den nicht zum Austrocknen bestimmten Reservemagazinen vorzukommen, in denen sie zuweilen sogar den grösseren Theil des N beschlagnahmen. Dagegen pflegen in den Samen (anscheinend auch in Sporen u. s. w.) die Proteinstoffe zu dominiren, so dass gewöhnlich nur 2—10 Proc. des Gesammtstickstoffes auf Nichtproteinstoffe fallen[1]. Mit der Fortentwickelung werden dann durch Zerspaltung der Eiweisskörper wiederum Amide u. s. w. und zwar zuweilen, wie bei den Leguminosen, so reichlich gebildet, dass besonders in den bei Lichtabschluss erwachsenen Pflanzen, 50—75 Proc. des Stickstoffes als Nichtproteinstoffe vorhanden sind.

War Bildung, zeitweise Anhäufung u. s. w. für Asparagin schon früher[2]) bekannt, so wurden doch erst durch E. Schulze und seine Schüler[3]) auch andere Amide u. s. w. als häufige Producte des vegetabilischen Stoffwechsels nachgewiesen. Gleichzeitig wurde mehrfach durch thunlichste Isolation eine ungefähre quantitative Schätzung ermöglicht. Doch ist auch ohne Kenntniss der Qualität eine annähernde Bestimmung der Summe des amidartig gebundenen Stickstoffs ausführbar (Behandlung mit salpetriger Säure; Abspaltung von Ammoniak durch HCl)[4]). Diese generellen Methoden, die allgemein amidartige Verbindungen in Pflanzen kennzeichnen, vermögen freilich eine grosse Genauigkeit nicht zu gewähren, doch ist es ebensowenig möglich die auf Proteinstoffe fallende Stickstoffmenge ganz exact zu bestimmen.

Die Menge dieser Stoffwechselproducte ist natürlich in derselben Pflanze nach Entwickelungsstadien u. s. w. veränderlich. Das tritt besonders auffällig beim Vergleich der Samen und der Keimpflanzen hervor, in denen mit der Fortentwicklung (bei Constanz des Gehalts an N) die Amidkörper so zunehmen, dass auf sie 10—30 Proc., bei Lupinus, Vicia und anderen Leguminosen aber sogar bis 75 Proc. des Gesammtstickstoffs fallen. Bei den Leguminosen wird zumeist vorwiegend Asparagin und nur in geringer Menge Glutamin, Leucin u. s. w. formirt. Dagegen pflegt in den Kürbiskeimlingen, bei einer geringeren Totalmenge von Amiden das Glutamin zu dominiren, während in den Keimpflanzen von Abies pectinata und anderen Coniferen Arginin in den Vordergrund tritt[5]).

---

1) E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1888, Bd. 17, p. 693 etc.

2) Vgl. die Lit. bei Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 557.

3) Die Mehrzahl dieser Arbeiten sind seit 1876 veröffentlicht in den Landwirthsch. Jahrb., in den Versuchsstat. u. in d. Zeitschr. f. physiol. Chemie.

4) Vgl. König, Unters. landwirthsch. wichtiger Stoffe 1891, p. 214; E. Schulze, Versuchsstat. 1883, Bd. 29, p. 400; 1884, Bd. 30, p. 459; 1887, Bd. 33, p. p. 124. — Wenn noch vielfach die Gesammtmenge des Stickstoffes in Form von Proteinstoffen vorausgesetzt und auf die Menge dieser durch Multiplication des gefundenen Stickstoffes mit 6,25 geschlossen wird, so hat das natürlich keinen wissenschaftlichen Werth.

5) Vgl. p. 465. Eine Uebersicht d. verschiedenen Arbeiten von E. Schulze gewährt dessen Publication: In wie weit stimmen Pflanzen- und Thierkörper in ihrer chemischen Zusammensetzung überein? 1894. — Ich nenne ferner z. B. folgende Arbeiten von E. Schulze, die durch ihre Citate auf die übrigen Publicationen des Autors führen: Landwirthsch. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 1; 1883, Bd. 12, p. 909; 1888, Bd. 17, p.683; 1892, Bd. 21, p. 105; Versuchsstat. 1895, Bd. 46, p. 394; 1896, Bd. 48, p. 33; Zeitschr. f.

Uebrigens ist, wie wir noch hören werden, die relative Menge dieser Körper unter Umständen erheblichen Schwankungen unterworfen.

Entstehen bei dem Keimen besonders viel Amide u. s. w., so nimmt deren procentische Menge mit dem Verbrauch der Reservestoffe in den Vegetationsorganen wieder ab, in welchen durchschnittlich 10—20 Proc. des N in Amidform vorhanden sein mag[1]). Während dieser Gehalt im allgemeinen in älteren Organen eher zu sinken scheint, tritt natürlich eine absolute und zuweilen procentische Vermehrung der Amide ein, wenn diese als Reservestoffe deponirt werden. In der reifen Kartoffel macht der Amidstickstoff 30—47 Proc. des Gesammtgehaltes aus und ähnliche Verhältnisse bestehen in der Rübe, in der Topinamburknolle, in der Wurzel von Scorzonera u. s. w.[2]). Unter diesen Nichtproteinstoffen findet sich in der Kartoffel ziemlich reichlich Asparagin, neben etwas Tyrosin und Leucin, während nur in sehr geringer Menge Glutamin vorhanden ist. Dieses tritt in der Rübe in den Vordergrund, die ausserdem u. a. noch Betain enthält. Diese Stickstoffverbindungen (ebenso verschiedene Proteinstoffe) können sich in einem analogen Sinne wie verschiedene Kohlenhydrate vertreten, doch scheint Asparagin der am häufigsten vorkommende und in grösster Menge auftretende Amidkörper zu sein, der auch bei Hutpilzen und Myxomyceten[3]) nachgewiesen ist. Möglich dass Asparagin auch von bestimmten Bacterien formirt wird, in deren Stoffwechsel, wie die Fäulnissproducte lehren, sehr verschiedenartige Stickstoffverbindungen erzeugt werden.

Als »Proteinstoffe« oder »Eiweisskörper« wird eine physiologisch wichtige Klasse von Körpern zusammengefasst, die bei dem complexen Aufbau ihres grossen Molecüls ohne Frage eine noch viel ansehnlichere Mannigfaltigkeit bieten als die Kohlenhydrate. In § 11, auf den wir hiermit verweisen, ist auch schon hervorgehoben, dass von diesen chemisch noch wenig bekannten Körpern im Organismus sicherlich dauernd oder vorübergehend vielfach Verbindungen und darunter leicht zerfallende bestehen, die noch gar nicht isolirt und dargestellt sind. Bei solcher Mannigfaltigkeit und vielseitiger Verbindungsfähigkeit sind die Proteinstoffe nicht nur für den Aufbau des lebendigen Protoplasten, sondern offenbar auch für die Verwendung zu anderen Zwecken sehr geeignet. Abgesehen davon, dass chitinähnliche Körper bei vielen Pilzen an dem Aufbau der Zellwand betheiligt sind (§ 83), werden andere Proteinstoffe als plastisches Material magazinirt und translocirt. Ferner haben die Enzyme und Toxalbumine eine besondere functionelle oder ökologische Bedeutung nnd für solche specielle Zwecke dürften vielfach bestimmte Proteinstoffe und Proteinstoffverbindungen nutzbar gemacht sein.

Augenscheinlich ist gerade der Protoplast vorwiegend aus Proteinstoffen aufgebaut, wenn wir auch nicht wissen, ob diese in der Trockensubstanz des

---

physiol. Chem. 1896, Bd. 22, p. 411 u. 435. — Vgl. ferner Prianischnikow, Versuchsstat. 1894, Bd. 45, p. 247; 1896, Bd. 46, p. 459; Frankfurt, Versuchsstat. 1894, Bd. 43, p. 144; 1895, Bd. 45, p. 153. Verschiedenes über Vorkommen der einzelnen Stoffe auch bei Ebermayer, Zimmermann, Mikrotechnik etc.

1) Kellner, Landwirthsch. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 245; Emmerling, Versuchsstat. 1880, Bd. 24, p. 113; E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 27; 1881, p. 686; Versuchsstat. 1887, Bd. 33, p. 89. — Einiges ist zusammengestellt bei Ebermayer, Physiol. Chem. 1882, p. 664 u. 627; Angaben auch bei König, Nahrungs- und Genussmittel 1889, III. Aufl., Bd. I, p. 641.

2) Vgl. Kellner, l. c.; Schulze, Versuchsst. 1882, Bd. 27, p. 357; Ebermayer, l. c.

3) Reinke, Unters. a. d. Bot. Laboratorium zu Göttingen 1881, Heft 2, p. 166.

eigentlichen lebendigen Protoplasmas (also nach Abzug von Metaplasma u. s. w.) nur 40 oder mehr als 90 Proc. ausmachen. Da aber das lebendige Protoplasma immer nur einen gewissen und oft den kleineren Theil der Zelle einnimmt, so werden die auf jenes fallenden Proteinstoffe nicht selten weniger als 8 Proc. der gesammten Trockensubstanz (2 Proc. des Frischgewichts) betragen. Wenigstens ist solches nach dem Gesammtgehalt an Stickstoff zu vermuthen (§68), der nie allein durch plasmatische Baustoffe bedingt ist. Mit der Magazinirung von Proteinstoffen steigt wiederum der Gehalt an Eiweisskörpern, der in den Samen der Leguminosen zwischen 20—35, in den Samen der Cerealien etwa 11 Proc. der Trockensubstanz erreicht[1]).

An dem Aufbau des Protoplasmas sind, wie schon § 11 besprochen wurde, verschiedene, darunter phosphorsäurereiche und phosphorsäurearme Nucleine betheiligt. Als Reservestoff treten vielfach Globuline und Vitelline, sowie Albumosen[2]), d. h. die Uebergangsstufen zu Peptonen auf, die ebenfalls in den Pflanzen, jedoch zumeist nur spärlich gefunden werden[3]). Indess functioniren sicherlich auch andere Eiweisskörper, z. B. die oft reichlich angehäuften Nucleoproteine und Kleberproteinstoffe als plastisches Material und es müsste geradezu überraschen, wenn speciell für die Proteinstoffe eine solche physiologische Vertretung nicht vorkäme.

Ist es auch derzeit unmöglich, die Gesammtheit der in der Zelle vorkommenden Proteinstoffe und Proteinstoffverbindungen zu erkennen und deren Vertheilung zu präcisiren, so lässt sich doch im allgemeinen eine Verschiedenheit zwischen den aufbauenden (Organeiweiss) und den plastischen Proteinstoffen (circulirendes Eiweiss) constatiren (§ 11). In dem Aufbau scheinen durchgehends Proteinstoffe vertreten zu sein, welche der Pepsinverdauung besser widerstehen, während das Ausbleiben der Farbenreaction mit alkalischer Kupferlösung in älteren und nährstoffarmen Zellen[4]) das Schwinden von gewissen plastischen Proteinstoffen anzeigt. Auf ein gänzliches Fehlen dieser kann man allerdings nicht schliessen, da einmal die Kupferreaction kleinere Mengen nicht anzeigt und zudem unbekannt ist, ob sie mit allen plastischen Proteinstoffen eintritt. Uebrigens können gerade die Proteinstoffe ohne eine eingreifende chemische Metamorphose eine wesentliche Verschiebung ihrer physikalischen Eigenschaften (Löslichkeit u. s. w.) erfahren und desshalb vielleicht schon auf diese Weise zu verschiedenen Zwecken nutzbar gemacht werden. Ohnehin ist ein plastischer Stoff sehr wohl auch als Baumaterial verwendbar (§ 78). Doch lassen die anderweitigen Erfahrungen (§ 66) mit Sicherheit voraussehen,

---

1) Vgl. die Analysen bei König, Nahrungs- u. Genussmittel 1889, u. bei Ebermayer, Physiol. Chem. 1882, p. 613. Ueber angebliche stickstofffreie Organismen siehe p. 278 Anmerk. 1.

2) Palladin, Revue général. d. Bot. 1896, Bd. 8, p. 226, und Zeitschr. f. Biolog. 1894, p. 191. An diesen Stellen sind auch z. Th. widersprechende Befunde von Weyl, Vines, Green etc. citirt. — Ueber die in den Pflanzen und auch über die in den Reservemagazinen vorkommenden Proteinstoffe vgl. besonders Drechsel, Handwörterb. d. Chemie 1885, p. 576, und die hier citirte Literatur. — Die auf die Glutensubstanzen bezügliche Literatur ist bei O. Brien (Annal. of Bot. 1895, Bd. 9, p. 171) zu finden. — Weitere Lit. ist in § 11 citirt. — Typische Albumine sind in den Pflanzen gewöhnlich in geringerer Menge vorhanden. (Griessmayer, Die Proteide der Getreidearten, Hülsenfrüchte u. Oelsamen 1897.)

3) Vgl. § 91. Zumeist finden sich Peptone nur spärlich in den Pflanzen.

4) Sachs, Flora 1862, p. 297.

dass schon durch eine geringe Verschiebung in der chemischen Construction der Nährwerth und die physiologische Bedeutung der Proteinstoffe sehr weitgehend modificirbar sind. Voraussichtlich wird das noch besser bei systematischen Ernährungsversuchen mit Pilzen u. s. w. hervortreten, die übrigens bereits lehren, dass sehr verschiedene Eiweissstoffe, von bestimmten Pflanzen z. B. auch Leimsubstanzen und Nucleine als Nährmaterial verarbeitet werden. Da aber nach den Beobachtungen verschiedener Forscher[1]) im Hungerzustand das Chromatin im Zellkern weitgehend schwindet, so sind auch die höheren Pflanzen befähigt, Nucleinkörper zu verarbeiten und offenbar functioniren z. B. Nucleoproteine als Reservestoffe. Für solche Verarbeitung spricht ferner der Umstand, dass in den Keimlingen von Lupinus die absolute Menge der durch Pepsin nicht verdaubaren Proteïnstoffe zunächst etwas abnimmt, obgleich sich die Anzahl der Zellen und der Protoplaste vermehrt. Dieserhalb tritt natürlich mit der Zeit eine Zunahme der nicht verdaubaren Eiweisskörper ein, die vielfach (Triticum vulgare, Helianthus) schon in den Keimlingen zur Geltung kommt[2]). Der Nährwerth für den Menschen wird freilich durch die Zunahme unverdaulicher Proteinstoffe, aber auch durch die Anhäufung von Asparagin u. s. w. herabgedrückt, das für viele Pflanzen eine treffliche Stickstoffnahrung abgiebt.

In den turgescenten Pflanzen sind die Reserveproteinstoffe zumeist gelöst, doch sind bestimmte Eiweissverbindungen als Krystalloide auskrystallisirt[3]). In den Samen sind bekanntlich die Eiweisskörper in Form von Proteinkörnern[4]) (mit oder ohne Krystalloide) zu finden, die zum Theil durch die Gegenwart oder Vereinigung mit Salzen in Wasser löslich sind[5]).

§ 80. Der Umsatz der Stickstoffverbindungen.

Stets ist es Aufgabe des Stoffwechsels, die gewonnene Nahrung nutzbar zu machen, somit auch die Proteinstoffe und andere Stickstoffverbindungen, die in der Pflanze in ausgezeichneten Synthesen entstehen (§ 68—72). Zu dem Ende werden sowohl einfache Bindungen und Umlagerungen als auch tiefgreifende Zertrümmerungen ausgeführt, die zum partiellen oder totalen Abbau der Eiweissstoffe führen. Denn dass durch den Abbau der Proteinstoffe Amide, Amidosäuren u. s. w., ferner Ammoniak, in einigen Fällen (§ 102) sogar Stickstoff entstehen, ist nicht zweifelhaft, sobald für solche Production andere Körper nicht oder doch nicht ausreichend zur Verfügung stehen. Das ist z. B. der Fall, wenn beim Keimen

1) Vgl. Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. Zellkernes 1896, p. 79.

2) Palladin, Revue général. d. Bot. 1896, Bd. 8, p. 228. — Ausserdem Frankfurt, Versuchsstat. 1893, Bd. 43, p. 175; Prianischnikow, ebenda 1894, Bd. 45, p. 253.

3) Anscheinend handelt es sich um Vitellinate der alkalischen Erden. Schmiedeberg, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1877, Bd. 1, p. 205; Grübler, Ueber krystallinisches Eiweiss der Kürbissamen 1881.

4) Ueber Proteinkörner vgl. Pfeffer, Jahrbuch f. wiss. Botan. 1872, Bd. 8, p. 429; Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 453; Lüdtke, ebenda 1889, Bd. 21, p. 62. Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass die Proteinkörner im Zellsaft formirt werden. Möglicher Weise wird aber die Differenzirung der Körner nicht immer in derselben Weise erreicht. Vgl. dazu Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 180. Ueber die Globoide vgl. § 74.

5) Pfeffer, l. c. 1872, p. 491.

der Samen von Lupinus, Vicia u. s. w., die fast allen N in Form von Proteinstoffen enthalten, (bei Constanz des Stickstoffgehaltes) soviel Amide gebildet werden, dass diese $^1/_2$—$^2/_3$ des Gesammtstickstoffes beschlagnahmen und dass endlich Asparagin bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmacht[1]. Ausser durch Abbau werden Amide u. s. w. ohne Frage auch synthetisch formirt und sofern eine Bilanz oder andere Indicien keine Entscheidung gestatten, bleibt es also zunächst zweifelhaft, auf welchem Wege die auftretenden Stickstoffverbindungen ihren Ursprung nahmen (§ 68, 71).

Dagegen muss die ganze Betriebsenergie und müssen Zellhaut, Kohlenhydrate, Fette, überhaupt alle Stoffwechselproducte durch Verarbeitung von Eiweisskörpern in einem Pilze gewonnen werden, dem Proteinstoffe als einzige organische Nahrung dargeboten ist. Unter diesen Umständen wird dann als ein Endproduct des Stoffwechsels dauernd Ammoniak gebildet[2]. Durch spärliche oder reichliche Zugabe von Zucker u. s. w. kann aber diese Secretion von Ammoniak theilweise oder ganz aufgehoben und sogar erzielt werden, dass die Pflanze Ammoniaksalze aufnimmt und zu Eiweissstoffen verarbeitet (§ 66, 67, 70).

Diese experimentalen Erfahrungen machen es verständlich, dass sich bei der Fortentwickelung von Samen, die reichlich Stärke oder Oel enthalten, viel weniger Amide anhäufen, als in den Keimpflanzen der Leguminosen, deren Samen sehr reich an Proteinstoffen sind. In diesen Pflanzen kann demgemäss bei dem zu geringen Vorrath an stickstofffreier Substanz nur ein Theil des massenhaft entstehenden Asparagins u. s. w. regenerirt werden, dessen fast völliges Verschwinden in der erstarkenden Pflanze allmählich mit Hilfe der Producte der Kohlensäureassimilation erreicht wird[3]. Die Richtigkeit dieser Interpretation wird damit erwiesen, dass bei Aufenthalt in kohlensäurefreier Luft, also bei Sistirung der Production von organischer Substanz, im Chlorophyllapparate (ebenso im Dunklen) die endlich den Hungertod sterbenden Pflanzen von Lupinus u. s. w. dauernd mit Asparagin erfüllt bleiben[4]. Unter diesen Umständen unterbleibt voraussichtlich auch eine Wiederverarbeitung der Phosphorsäure, Schwefelsäure u. s. w., die bei diesen und anderen Eiweisszersetzungen (auch durch die Pilze) aus den organischen Verbindungen des S und P abgespalten werden[5].

Es entspricht durchaus einem ökonomischen Walten und Schaffen, dass die nur in begrenzter Menge entstehenden Amide, Phosphate u. s. w. in der

1) Vgl. z. B. E. Schulze, Landwirth. Jahrb. 1888, Bd. 21, p. 694; 1880, Bd. 9, p. 12.

2) Nägeli, Bot. Mitthlg. 1881, Bd. 3, p. 283; Wehmer, Bot. Zeitung 1891, p. 295; Marchal, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Abth. 2, Bd. I, p. 753. Die Ammoniakbildung bei Fäulnissprocessen ist allgemein bekannt.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 548; E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 44; 1888, Bd. 17, p. 691.

4) Pfeffer, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1873, p. 780. Die Versuchsanstellung wird durch Fig. 48, p. 300 veranschaulicht. — Bestätigt u. a. von O. Müller, Versuchsstat. 1887, Bd. 33, p. 326.

5) Für Schwefelsäure vgl. E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 856; 1880, Bd. 9, p. 21; 1892, Bd. 21, p. 118; Kellner u. Sachsse, Phytochem. Unters. 1880, I, p. 58; Tammann, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1885, Bd. 9, p. 417. — Durch die Zunahme der Schwefelsäure mit den Amiden wird der Zusammenhang mit der Eiweisszersetzung erwiesen. Dabei entstehen voraussichtlich wie im Thierkörper auch Sulfosäuren. — Vgl. § 74.

Pflanze für ferneren Gebrauch zurückbehalten werden (§ 68). Dabei ist offenbar gerade für die Leguminosen u. s. w. die thunlichste Ausnutzung des im Samen verfügbaren Raumes für Anhäufung von Proteinstoffen desshalb besonders vortheilhaft, weil diese Pflanzen so in die Lage gesetzt sind, auf einem stickstofffreien Boden sich genügend zu entwickeln, um mit der Zeit durch die Vereinigung mit den Knöllchenbacterien die Fähigkeit zu gewinnen, den freien Stickstoff zu assimiliren (§ 69). In den Proteinstoffen ist eben ein Reservematerial geboten, durch dessen Zertrümmerung nicht nur eine plastische und die Translocation vermittelnde Stickstoffverbindung, sondern auch zugleich Betriebsenergie geschaffen wird. Diese doppelte Bedeutung kommt hier den Proteinstoffen jedenfalls zu, gleichviel ob die abzuspaltenden stickstofffreien Substanzen sogleich in der Athmung verbrannt oder zur Formirung plastischer oder formativer Körper verwandt werden. Letzteres ist bei der gleichzeitigen Anwesenheit von stickstofffreien Reservestoffen, analog wie bei der Versorgung eines Pilzes mit Proteinstoffen und Zucker, wohl möglich, aber nicht gerade nothwendig, und auf empirischem Wege ist bis dahin für die Leguminosen keine bestimmte Entscheidung getroffen[1].

Bei dauernder Zufuhr und Verarbeitung von Proteinstoffen muss nothwendiger Weise die zu weitgehende Anhäufung des stickstoffhaltigen Endproductes durch Ausscheidung verhütet werden. Das wird bei den erwähnten Pilzen durch Secretion von Ammoniak, bei den Thieren durch Secretion von Harnstoff erreicht. Da aber dieser synthetisch aus Ammoncarbonat entsteht[2]), so wird factisch in dem animalischen Stoffwechsel zunächst dasselbe Endproduct wie in den Pilzen erzielt, die der Anhäufung des schädlichen Ammoniaks auf andere Weise, nämlich durch Secretion, durch regulatorische Production von Oxalsäure u. s. w. vorbeugen (§ 86). Uebrigens ist es mindestens sehr zweifelhaft, ob auch die niedersten animalischen Wesen Harnstoff bilden, der bis dahin nicht als ein Product des vegetabilischen Stoffwechsels bekannt ist, in welchem aber Harnsäurederivate ihren Ursprung nehmen. In den höheren Pflanzen scheint die Zertrümmerung der Proteinstoffe der Regel nach nur bis zur Bildung von Amiden u. s. w. durchgeführt zu werden[3]), deren Verbleib in den hungernden Pflanzen zugleich lehrt, dass diese Organismen nicht (wie manche Pilze) befähigt sind, ihre Gesammtbedürfnisse durch alleinige Verarbeitung dieser Amide zu befriedigen. Immerhin sind Ausnahmen zu erwarten und vielleicht treten in gewissen Pflanzen Cyanwasserstoff, Trimethylamin u. s. w., die real formirt werden (§ 68), als Endproducte des normalen oder künstisch gesteigerten Eiweissumsatzes auf. Auch lassen schon die Fäulnissproducte erkennen, dass manche niedere Organismen Amide und andere Stickstoffproducte secerniren.

Nach diesen und anderen Erfahrungen sind offenbar alle Pflanzen zu einer Zertrümmerung von Eiweissstoffen befähigt, die sich auch darin kundgiebt, dass Asparagin und andere Amide erheblich zunehmen, wenn abgeschnittene Zweige

1) Palladin, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1889, p. 627 nimmt die Entstehung von Kohlenhydraten an.

2) Bunge, Physiol. Chem. 1894, III. Aufl., p. 296.

3) Die Entstehung von etwas Ammoniak in Keimpflanzen ist wahrscheinlich, aber noch nicht sicher gestellt. Vgl. Hosaeus, Jahresber. d. Agriculturchem. 1867, p. 100; Sabanin u. Laskovsky, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 407; E. Schulze, Landwirth. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 420; 1880, Bd. 9, p. 15.

von Gehölzen, Krautpflanzen, Moosen u. s. w., oder wenn intacte Pflanzen im Dunklen oder in kohlensäurefreier Luft gehalten, oder wenn Zweigspitzen u. s. w. nur local verdunkelt werden[1]. Neben der unzureichenden Regeneration der Amide u. s. w. (auf die Borodin alles schiebt) ist in diesem Erfolge offenbar oft eine Steigerung des Eiweissumsatzes betheiligt. Denn da eine solche Steigerung mit Abnahme der stickstofffreien Nahrung thatsächlich in Pilzen und ebenso in Thieren[2] eintritt, so ist an der Allgemeinheit einer solchen Correlation um so weniger zu zweifeln, als damit nur ein Specialfall des überall herrschenden regulatorischen Waltens zum Ausdruck kommt. Im Zusammenhang hiermit werden in mannigfachster Weise partielle oder totale, einseitige oder gegenseitige Schonungen und Deckungen durchgeführt. (§ 67. § 70 Sistirung der Assimilation von N durch Nitrate; § 93).

Voraussichtlich schreitet die Zerspaltung von Proteinstoffen in der Pflanze ununterbrochen fort und kommt wahrscheinlich auch nicht zum Stillstand, wenn die ausgewachsene und reichlich mit stickstofffreier Nahrung versorgte Pflanze nur noch für die Erhaltung und den Betrieb des Bestehenden zu sorgen hat. Freilich ist hierfür ein strenger Beweis noch nicht erbracht, der jedenfalls nicht aus der Befähigung zur Zertrümmerung von Proteinstoffen abgeleitet werden kann. Wohl aber würde vielleicht eine Entscheidung durch kritische Studien an solchen Organismen erreichbar sein, die Eiweissstoffe nicht regeneriren und desshalb einen continuirlichen Eiweisszerfall durch die stickstoffhaltigen Excrete anzeigen müssen. Das trifft auch bei höheren Thieren zu, deren Verhalten immerhin einen Wahrscheinlichkeitsgrund für die Unentbehrlichkeit der dauernden Eiweisszertrümmerung in der Pflanze abgiebt. Eine generelle Nothwendigkeit dieser Zerspaltung in ausgewachsenen Zellen kann derzeit thatsächlich nicht gefordert werden, ja es ist möglich, dass die Athmung auch ohne eine tiefgreifende Zertrümmerung der Proteinstoffe ausgeführt wird (§ 101). Denn eine solche läge selbst dann nicht vor, wenn das zu verathmende Material sich den Plasmatheilen anlagerte, um mit dem Eingriff des Sauerstoffs immer wieder abgespalten zu werden.

In der Regeneration der im eigenen Stoffwechsel erzeugten Amide u. s. w. liegt nur ein Specialfall der schon (§ 68—72) besprochenen chemosynthetischen Eiweissproduction vor, die natürlich indirect in energetischer und formaler Hinsicht von dem Lichte beeinflusst werden kann. Abgesehen von der Nothwendigkeit der durch die Energie des Lichtes zu schaffenden Kohlenhydrate, ist das Licht vielfach eine formale Bedingung für die Erzielung und Erhaltung der normalen Thätigkeit und schon das im Dunklen veränderte Wachsen und Gestalten grüner Pflanzentheile ist ein sprechendes Zeugniss für die gleichfalls modificirte Stoffwechselthätigkeit. Offenbar wird im Zusammenhang mit solchen pathologischen Vorgängen in grünen Pflanzenorganen (bei Fortdauer der Athmung und Eiweisszerspaltung) die synthetische Assimilation des Stickstoffs (Eiweissynthese u. s. w.) vielfach mehr oder minder gehemmt. Jedenfalls sprechen (vgl. § 72) die Erfahrungen für eine solche indirecte Wirkung des Lichtes, die auch vollständig alle Thatsachen (Unterbleiben der Amidregeneration im Dunklen bei Anwesenheit von Kohlenhydraten u. s. w.) erklärt,

1) Zuerst beobachtet v. Borodin, Bot. Ztg. 1878, p. 801. Ferner E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 25; O. Müller, Versuchsstat. 1887, Bd. 33, p. 327.
2) Neumeister, Physiol. Chem. 1893, Bd. I, p. 293.

aus welchen O. Müller[1]) in einseitiger Weise folgerte, dass die Amide in dem Acte der Kohlensäureassimilation, also durch directe Wirkung des Lichtes regenerirt werden. Uebrigens werden Amide ohne Frage in der im Dunklen lebenden Wurzel regenerirt und nach Monteverde[2]) wird durch Zufuhr von Zucker, nach Kinoshita[3]) durch Zufuhr von Glycerin die Anhäufung von Asparagin in verdunkelten Zweigen von Syringa, resp. in Keimlingen von Soja ganz oder theilweise verhindert. Sicherlich wird nicht in allen Fällen ein solcher Erfolg erzielt[4]), auf den am meisten dann zu rechnen ist, wenn durch Auswahl und Behandlung der Versuchsobjecte für thunlichst normale Entwickelung und Thätigkeit im Dunkeln gesorgt ist[5]).

Wie O. Müller hat auch E. Schulze[6]), der an dem Zusammenvorkommen von Amiden und Kohlenhydraten Anstoss nimmt, nicht berücksichtigt, dass die Stoffwechselthätigkeit immer durch die lebendige Thätigkeit bedingt und regulirt wird, dass es demgemäss auch zu einer Eiweisssynthese nur in denjenigen Zellen kommt, in welchen eine solche unter den obwaltenden und veränderlichen Constellationen angestrebt wird (vgl. § 77). Mit diesen wird auch die Thätigkeit modificirt und die regulatorische Lenkung des Getriebes bringt es mit sich, das in derselben Zelle je nach Umständen Eiweissstoffe zertrümmert oder regenerirt werden. Wenn z. B. beim Keimen in den Samenlappen von Phaseolus, Pisum u. s. w. gleichzeitig Proteinstoffe und Stärke verarbeitet und mobilisirt werden, so würde doch, wie sich aus § 93 ergiebt, auf experimentellem Wege sicherlich erreichbar sein, die Stärke intact zu erhalten, während die aus der fortdauernden Zerspaltung der Eiweissstoffe hervorgehenden Amide entleert werden[7]). Bei richtiger Würdigung der regulatorischen Lenkung ist ist es aber wohl zu verstehen, dass die Anhäufung der Amide in Lupinus u. s. w. im Dunklen zunächst in ähnlicher Weise fortschreitet wie im Lichte, obgleich durch die Vermittelung dieses zu den plastischen Reservestoffen die Producte der Kohlensäureassimilation treten.

Mit der nachweislichen Verwendung des Asparagins für Translocationszwecke ist natürlich die Ausnutzung der Eiweisszerspaltung für Betriebszwecke auf das beste vereinbar und es ist unter allen Umständen irrig, unter Verkennung des Gesammtzusammenhanges und der Bedeutung der Stoffmetamorphosen für Transportzwecke das Asparagin nur als Excret anzusprechen, wie es in Anschluss an Boussingault neuerdings von Prianischnikow[8]) geschah. Dagegen ist schon in der 1. Auflage dieses Buches und in meinen früheren Schriften stets auf die Gesammtbedeutung Rücksicht genommen.

---

1) O. Müller, Versuchsstat. 1886, Bd. 33, p. 311.

2) Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 379.

3) Kinoshita, Bullet. of College of Agricultur. Tokio 1895, Bd. 2, p. 197.

4) Prianischnikow (Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 458) erhielt mit Keimlingen von Vicia sativa ein negatives Resultat.

5) (Hansteen, Bericht der Bot. Ges. 1896, p. 322, ist es inzwischen gelungen, die Eiweissbildung aus Amiden im Dunklen für Lemna nachzuweisen.)

6) E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 52.

7) Ueber das Verhältniss des Umsatzes von Kohlenhydraten u. Proteinstoffen vgl. z. B. die von Prianischnikow für Vicia sativa angegebenen Werthe (Versuchsstat. 1895, Bd. 45, p. 262).

8) Prianischnikow, Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 458.

§ 81. Umsatz der Stickstoffverbindungen. Fortsetzung.

Auch die in § 79 und 80 behandelten Umsetzungen werden jedenfalls nicht durch eine einzelne Reaction, sondern durch eine Verkettung von Operationen ausgeführt. Nur auf diese Weise ist es möglich, dass ein Pilz bei alleiniger Ernährung mit Eiweisskörpern gedeiht. Doch auch dann, wenn Proteinstoffe zugleich mit Kohlenhydraten u. s. w. verarbeitet werden, müssen die quantitativen oder auch qualitativen Differenzen der producirten Stickstoffverbindungen als ein Erfolg der irgendwie verschiedenartigen Ausnutzung und Lenkung der Reactionsketten gedeutet werden.

Wie wir aber nicht wissen, ob bei der Verarbeitung ungleichartiger Kohlenstoffverbindungen die Identität der Processe und Producte schon vor der Beendigung der Reactionskette oder erst im Schlussacte erreicht wird (§ 66, 78), ist es umgekehrt nicht zu sagen, ob die Verschiedenartigkeit der Producte dadurch erzielt wird, dass schon in dem ersten Reactionsacte das Eiweissmolecül nicht in derselben Weise umgelagert wird oder dadurch, dass die zunächst gleichartigen Spaltungsproducte fernerhin in verschiedener Weise verarbeitet werden. Dazu kann man den auftretenden Amiden u. s. w. nicht ansehen, ob sie direct durch Spaltung gebildet oder ob sie zum Theil vielleicht sogar auf synthetischem Wege aus Ammoniak oder einem anderen Zertrümmerungsproduct der Proteinstoffe aufgebaut wurden. Thatsächlich werden in den vegetierenden höheren Pflanzen Amide u. s. w. synthetisch formirt (§ 71), doch scheinen auf diesem Wege nicht die Amide zu entstehen, welche bei der Verarbeitung der Reservestoffe auftreten.

Jedenfalls darf man aber mit Rücksicht auf die Reactionsfähigkeit und regulatorische Thätigkeit der Organismen mit Sicherheit erwarten, dass in derselben Pflanze das Verhältniss der Amide unter verschiedenen Ernährungs- und Culturbedingungen Verschiebungen erfährt. Dem entsprechen auch die Erfahrungen von E. Schulze[1]), der u. a. in den Keimlingen des Kürbis gewöhnlich vorwiegend Glutamin, zuweilen aber überwiegend Asparagin fand, der ferner neben Asparagin aus den grünen Pflanzen von Lupinus luteus Leucin, aus den etiolirten aber nur Amidovaleriansäure und Phenylanalin darzustellen vermochte. Ohne Frage werden zielbewusste Experimente in dieser Hinsicht zahlreiche und für das Verständniss der Stoffwechselprocesse wichtige Thatsachen zu Tage fördern. Abgesehen von dem Einfluss, den Mangel oder Ueberfluss von Kohlenhydraten ausübt, ist es nach § 93 wahrscheinlich, dass z. B. unter Umständen die Anhäufung oder die dauernde Entfernung eines Amides u. s. w. dessen Production hemmt oder fördert. Durch geeignete Festlegung dürfte wohl auch zu entscheiden sein, ob der Pflanze die Fähigkeit zukommt, ein normal nicht auftretendes Stoffwechselproduct zu formiren. Lässt sich aber zeigen, dass ein Amid unter den obwaltenden Verhältnissen nicht der Weiterverarbeitung im Stoffwechsel anheimfällt, so ist damit erwiesen, dass das Auftreten in geringer Menge

1) Thatsachen und Lit. bei E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1896, Bd. 22, p. 411; 1894, Bd. 20, p. 308; Versuchsstat. 1896, Bd. 48, p. 53.

nicht durch eine dauernde Wiederverarbeitung, sondern durch eine eingeschränkte Production bedingt ist. Uebrigens liefert die regulatorische Production von Diastase ein Beispiel dafür, dass sich die Formirung einer nicht weiter verarbeitbaren Stickstoffverbindung gänzlich unterdrücken lässt.

Aus dem Fehlen von Pepsin und Trypsin in Lupinus, Vicia und vielen Pflanzen[1]) muss man zunächst schliessen, dass die Bildung von Peptonen, Amiden u. s. w. nicht durch hydrolytische Spaltung vermittels proteolytischer Enzyme herbeigeführt wird. Da aber bei der Verarbeitung im lebendigen Protoplasten, wie aus den synthetischen Operationen hervorgeht, die allermannigfachsten Atomumlagerungen in elegantester Weise vollbracht werden (§ 66, 77), so muss eine gleiche Befähigung auch in Bezug auf die regressive Metamorphose zugestanden werden. Es ist desshalb sehr wohl möglich, dass der Abbau von Anbeginn in verschiedener Weise ausgeführt wird und andere Producte liefert, als die Zerspaltung der Eiweissstoffe durch Enzyme, Säuren u. s. w. (§ 11). Uebrigens lehren die zahlreichen Fälle von sog. Tautomerie, dass bei verschiedener Wechselwirkung im Acte des Zerspaltens eine differente Atomverkettung erreichbar ist und nach verschiedenen Erfahrungen über die Proteinstoffe ist es zudem zweifelhaft, ob die Amidosäuren in dem Molecül der Eiweissstoffe präformirt sind[2]).

In solchen physiologischen und chemischen Erwägungen kann man also nicht E. Schulze beistimmen, der besonders früher bis zur Formation der Amide u. s. w. eine Uebereinstimmung der chemischen und physiologischen Zerspaltung der Eiweisskörper forderte. In jüngerer Zeit ist allerdings E. Schulze[3]) in dieser Auffassung etwas schwankend geworden und hält nunmehr mindestens eine verschiedenartige Verarbeitung der Amide u. s. w. zur Erklärung der Thatsachen für nothwendig. Eine bestimmte Entscheidung ist natürlich nur auf empirischem Wege möglich, aber auch, wie die obigen Andeutungen zeigen sollten, bis zu einem gewissen Grade herbeiführbar. Der Wirklichkeit entsprechen sicher nicht die Vermuthungen von Palladin[4]) und Loew[5]), nach denen speciell das Asparagin im Athmungsprocess, die übrigen Amidkörper aber durch proteolytische Zerspaltung gebildet werden sollen. Jedenfalls ist durch Versuche festgestellt, dass auch bei Ausschluss von Sauerstoff, in der intramolecularen Athmung, Asparagin reichlich entsteht[6]).

Analytische Belege. Um die Anhäufung von Asparagin in Keimpflanzen von Lupinus luteus zu demonstriren, sind nachstehende von Schulze[7]) gefundene Zahlen mitgetheilt. Aus diesen ist auch zu ersehen, dass mit Abnahme der Eiweissstoffe Asparagin zunimmt, übrigens auch die anderen, nicht einzeln bestimmten stickstoffhaltigen Körper eine Vermehrung erfahren. Die im Dunklen erzogenen Keimpflanzen wurden nach 8 Tagen, resp. 13 Tagen geerntet. Bei

1) Neumeister, Zeitschr. f. Biolog. 1894, N. F. Bd. XII, p. 447. Vgl. § 91.
2) Vgl. E. Schulze, Landwirthsch. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 121.
3) E. Schulze, l. c. 1892, p. 119, u. Zeitschr. f. physiol. Chem. 1896, Bd. 22, p. 434, wo auch die früheren Ansichten mitgetheilt sind.
4) Palladin, Bericht d. Bot. Ges. 1888, Bd. 6, p. 205, 296. Vgl. E. Schulze, 1892, l. c., p. 121, 124. Auch Prianischnikow, Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 464.
5) Loew, Jahresb. d. Agriculturch. 1889, p. 113.
6) Vgl. E. Schulze, l. c. 1892, p. 124; Ziegenbein, Jahrb. f. wiss. Botan. 1893, Bd. 25, p. 572; Clausen, Landwirthsch. Jahrb. 1891, Bd. 19, p. 914.
7) E. Schulze. Landwirthsch. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 818. — Nähere Analysen d. Samen von Lupinus bei E. Schulze, Versuchsstat. 1891, Bd. 39, p. 294. Weiteres in den p. 455 cit. Arbeiten von E. Schulze u. anderen Forschern.

den ersteren hatte das hypocotyle Glied eine Länge von 2—2,5 cm, an den letzteren von 7—9 cm.

	1 100 gr Trockensubstanz des reifen Samen enthalten g	2 Die nach 8 Tagen gebliebenen 87,4 gr enthalten g	3 Differenz 1—2	4 Die nach 13 Tagen gebliebenen 81,7 g enthalten g	5 Differenz 2—4	6 Differenz 1—4
Conglutin	43,57	21,40	— 22,17	10,25	— 11,15	— 33,32
Albumin	1,50	3,53	+ 2,03	1,41	— 2,12	— 0,09
Asparagin	0	9,78	+ 9,78	18,22	+ 8,44	+ 18,22
Amide, Alkaloide und unbestimmbare Stoffe. . .	11,66	?		23,97		+ 12,31

Ausserdem mögen hier noch Zahlenwerthe einen Platz finden, welche Prianischnikow[1]) aus seinen Untersuchungen für die Samen und für die daraus im Dunklen erzogenen Pflanzen von Vicia sativa ableitete.

	100 g Samen enthalten g	Die aus 100 g Samen entwickelten Keimpflanzen enthalten nach 20 Tagen g	40 Tagen g
Proteinstoffe	28,50	10,60	8,86
Asparagin	(0,32)?	7,86	9,92
Amidosäuren	(2,52)?	10,19	10,57
Organ. Basen	2,25	2,62	1,50
Stärke	37,82	9,93	2,59
Lösliche Kohlenhydrate	5,59	7,67	4,05
Aetherextract	0,80	1,20	1,07
Asche	3,27	3,27	3,27
Rohfaser	6,64	9,15	10,98
Hemicellulosen	4,70	5,80	6,40
Unbestimmte Stoffe	7,59	7,45	6,70
Summa:	100,00	75,74	65,91
Gewichtsverlust durch Athmung		24,26	34,09

Weitere makrochemische Studien und das Nähere über die angewandten Methoden ist in den § 79 citirten Arbeiten zu finden. Ueber mikrochemische Methoden, die ich zuerst (1872) für den systematischen Verfolg von Asparagin in den Pflanzen verwandte, vgl. Zimmermann, Mikrotechnik. Unaufgeklärt ist noch, ob es einfach durch Bestehen einer übersättigten Lösung[2]) oder durch Eingehen einer Verbindung u. s. w. erreicht ist, dass sich Asparagin auch dann nicht in der lebenden Zelle ausscheidet, wenn dieselbe weit mehr enthält, als Wasser zu lösen vermag. Denn das trifft in Folge der localisirten Häufung schon dann zu, wenn die Gesammtmenge des Wassers in einer Keimpflanze von Lupinus zur Lösung des vorhandenen Asparagins gerade ausreicht. Zudem konnte ich selbst nach längerer Zeit eine Ausscheidung nicht beobachten, als in den bei 3 C gehaltenen Schnitten die Concen-

1) Prianischnikow, Versuchsstat. 1896, Bd. 46, p. 467.
2) Ueber übersättigte Lösungen vgl. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl., 1891, Bd. I, p. 1039; Zeitschr. f. physik. Chemie 1897, Bd. 22, p. 289.

tration des Zellsaftes durch Plasmolyse mehr als verdoppelt war[1]). Auch andere Amide u. s. w. bleiben unter diesen Umständen gelöst und es ist schon aus Belzung's[2]) eigenen Angaben zu ersehen, dass die von ihm beobachteten Ausscheidungen in todten Zellen zu Stande kamen.

Historisches. Bevor ich (1872)[3]) nachwies, dass die Eiweissstoffe in concreten Fällen im Dienste der Pflanze tiefgreifende Zertrümmerungen erfahren, herrschte im allgemeinen die Ansicht, dass die Pflanze eine Wiederverarbeitung der einmal formirten Proteinstoffe vermeide[4]). Allerdings hatte Th. Hartig[5]) die Bildung von krystallisirenden Stickstoffverbindungen durch Zersetzung von Eiweisskörpern constatirt, aber durch Verquickung seiner übrigens nur zum Theil richtigen Beobachtungen mit seinen eigenthümlichen Vorstellungen veranlasst, dass auch die mitgetheilten Thatsachen keine Beachtung fanden. Von 1876 ab wurden dann durch die Arbeiten von E. Schulze, Borodin u. s. w. (vgl. § 79, 80) mehr und mehr Beweise für die Verbreitung des Eiweissumsatzes in der Pflanze beigebracht. Schon während des Beginns dieser Studien wurde von mir hervorgehoben, dass voraussichtlich auch mit dem Betriebsstoffwechsel der Pflanzen eine continuirliche Zertrümmerung von Proteinstoffen verknüpft ist[6]). Ob ein solcher Eiweissumsatz in den lebensthätigen ausgewachsenen Protoplasten unter keinen Umständen stille stehen kann, ist auch derzeit noch nicht entschieden (vgl. p. 461). Denn bestimmte Belege hat auch Detmer[7]) nicht erbracht, welcher nur hypothetisch die Eiweisszerspaltung mit einer dauernden Zertrümmerung der physiologischen Einheiten (§ 7, 8) verkettet, also theoretisch einen bestimmten Modus für einen Vorgang annimmt, dessen Modalität und Allgemeinheit noch nicht festgestellt ist.

§ 82. Kohlenhydrate und Fette.

Alle organische Substanz entstammt der photosynthetischen Assimilation im Chlorophyllapparate und die in diesem Processe erzeugten Kohlenhydrate (§ 52 ff) sind desshalb die allgemeinsten und wichtigsten organischen Nährstoffe auf unserem Planeten. Von keinem anderen organischen Nährstoff werden demgemäss im stetigen Kreislauf so gewaltige Mengen producirt und verarbeitet und schon in jeder einzelnen autotrophen Pflanze wird von den selbsterzeugten Kohlenhydraten ein ansehnliches Quantum für den Gewinn der Betriebsenergie und für

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. Aufl., Bd. I, p. 316, Anmerk.; Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 437.

2) Belzung, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 15, p. 256. Ueber die Unzulänglichkeit von Belzung's Methode vgl. auch E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1894, Bd. 20, p. 323.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 530; Monatsb. d. Berl. Akad. 1873 p. 780. Die ältere Lit. über Asparaginbildung ist in der zuerst cit. Arbeit zu finden.

4) Der frühere Standpunkt ist z. B. gekennzeichnet in Ad. Mayer's Agriculturchem. 1871, I. Aufl., Bd. I, p. 214.

5) Th. Hartig, Entwickelungsgesch. d. Pflanzenkeimes 1858, p. 126.

6) Pfeffer, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 807. Vgl. auch E. Schulze, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 33.

7) Detmer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 236; Bericht d. Bot. Ges. 1892, p. 437.

die Erzeugung aller übrigen Stoffwechselproducte umgesetzt. Von diesen Kohlenhydraten stammen folglich auch alle organischen Reservestoffe ab. Soweit es sich um stickstofffreie Körper handelt, werden vorwiegend verschiedene Kohlenhydrate und Fette magazinirt, neben denen andere Substanzen (z. B. organische Säuren) gewöhnlich nur in geringer Menge auftreten und selten dominiren. Da nun schon während der ersten Entwickelung in grösster Menge stickstofffreie Nährstoffe nothwendig sind, so ist es offenbar zweckentsprechend, dass, soweit nicht besondere Anpassungen in Frage kommen (§ 80), die Summe der stickstofffreien Reservestoffe überwiegt. So macht die Stärke in den Samen der Cerealien bis zu 80 Proc., das Oel in den Fettsamen bis zu 70 Proc. der Trockensubstanz aus und der Rohrzucker sammelt sich in den Zuckerrüben bis zu 16 Proc. des Frischgewichts an. Uebrigens dienen, soweit bekannt, hauptsächlich Kohlenhydrate und Fette als Reservematerial auch bei den Pilzen, die bei Ernährung mit verschiedenen Kohlenstoffverbindungen besonders anschaulich demonstriren, dass Kohlenhydrate im Stoffwechsel auch durch Verarbeitung anderer Körper erzeugt werden (§ 66, 80).

Kohlenhydrate und Fette functioniren aber nicht nur als Nährstoffe. So sind u. a. Cellulosen in ausgedehnter Weise für den Aufbau des Zellwandgehäuses nutzbar gemacht, während es noch fraglich ist, inwieweit Kohlenhydrate und Fette als Bausteine des lebendigen Protoplasmaleibes unentbehrlich sind[1]).

»Kohlenhydrat« und »Fett« sind nur Collectivbezeichnungen für grosse Gruppen von Verbindungen. Besonders die Kohlenhydrate sind durch ihre mannigfache Verbindungsfähigkeit unter sich (Disaccharide, Polysaccharide) und mit anderen Körpern (Glycoside u. s. w.) zur Bildung von grossen Molecülen und von Körpern mit sehr verschiedenen physikalischen und chemischen Eigenschaften befähigt, die eben desshalb auch im Organismus zu sehr verschiedenen Zwecken dienstbar gemacht werden konnten. Thatsächlich fehlen Repräsentanten dieser Klassen von Körpern wohl in keiner Pflanze, doch giebt es, besonders in Bezug auf die Nähr- und Reservestoffe, vielleicht keine Verbindung dieser Stoffe, die für alle Organismen unentbehrlich ist. Denn Kohlenhydrate und Fette, sowie Kohlenhydrate unter einander können sich in ausgedehnter Weise wechselseitig vertreten und so kommt es, dass häufig verschiedene Organe derselben Pflanze stoffliche Differenzen bieten und dass nicht selten verschiedene Kohlenhydrate und Fette in einer Zelle vereint sind.

Von den plastischen Kohlenhydraten erfreuen sich insbesondere Stärke, Dextrose (d-Glucose, Traubenzucker), Lävulose (d-Fructose, Fruchtzucker), nächstdem wohl Rohrzucker (Saccharose) einer grossen Verbreitung, obgleich z. B. die Stärke bei den Pilzen fehlt. Von den Kohlenhydraten mit beschränktem Verbreitungsbezirk ist z. B. Inulin reichlich in Compositen, sind Glycogen und Trehalose in vielen Pilzen zu finden. In diesen trifft man auch öfters Mannit, der ohnehin zu den minder seltenen Kohlenhydraten zählt. Zu solchen gehören ferner die verschiedenen Reservecellulosen, die namentlich im Samen vorkommen. Ausserdem sind bereits viele Kohlenhydrate nachgewiesen, die entweder spärlich oder auch reichlich in bestimmten Pflanzen auftreten. Indess kommt nicht die

1) Vgl. § 11. — Natürlich ist hier von der Kohlenhydratgruppe im Molecül der Proteinstoffe abgesehen.

Gesammtheit der chemisch darstellbaren Verbindungen im Organismus vor, in dem sich der Regel nach nur optisch active Substanzen zu finden scheinen[1]).

So weit unsere Erfahrungen reichen, functioniren als plastische Kohlenhydrate hauptsächlich Hexosen und zwar sowohl Mono-, als auch Di- und Polysaccharide. Dagegen scheinen die Pentosen, welche vielleicht in keiner Pflanze fehlen[2]), zumeist nicht zu fernerer Verarbeitung bestimmt zu sein. Damit im Einklang steht, dass die Menge der Pentosen gewöhnlich mit dem Alter der Pflanze zunimmt. Zu den Pentosanen, den Verbindungen dieser Pentosen, zählen die meisten Gummiarten (Holzgummi, Bassorin u. s. w.), jedoch auch einige Reservecellulosen. Die in diesen letzteren gebundenen Pentosen dürften übrigens als plastisches Material dienen und es ist wohl möglich, dass öfters Pentosen normal oder facultativ wiederum in den Stoffwechsel gerissen werden. Ob das geschieht, hängt ohnehin nicht allein von dem Nährwerth ab und wo es darauf ankommt, vermag die Pflanze auch Traubenzucker und Stärke u. s. w. vor der Verarbeitung zu schützen (§ 77, 78).

Uebrigens sind manche Pentosen (Arabin u. s. w.) für die gewöhnlichen Schimmelpilze eine zwar nicht besonders gute, aber doch ausreichende Nahrung und vielleicht zählen zu den Pentosen auch einige der Schleime, die als Reservematerial functioniren (Knollen von Orchis, u. s. w. vgl. p. 475). In anderen Fällen sind dagegen die Schleimstoffe zu anderen Zwecken und zum Verbleib in der Pflanze bestimmt. Zudem gehören die Körper, die nach ihren physikalischen Eigenschaften als (lösliche oder quellende) Schleime zusammengefasst werden, zwar zumeist, aber doch nicht ausnahmslos den Kohlenhydraten an.

Zu den Verbindungen der Kohlenhydrate zählen ferner die noch wenig bekannten Pectinstoffe, die theilweise in der Zellwand, theilweise gelöst im Inneren der Zelle vorkommen und aller Voraussicht nach ebenfalls verschiedenen physiologischen Zwecken dienen.

Die in den Pflanzen vorkommenden fetten Oele bestehen vorwiegend aus den Glyceriden der Oelsäure, Palmitinsäure und Stearinsäure, denen sich besonders beim Mobilisiren des Fettes häufig grössere Mengen der freien Säuren beigesellen. In den Oelkörpern der Lebermoose[3]) liegen übrigens ganz eigenthümliche Fettmassen vor, die sich aplastisch verhalten. Ausserdem sind naturgemäss die Wachsarten (diese sind zum Theil Ester einwerthiger Alkohole), durch deren Ein- und Auflagerung die Permeabilität der Zellwände regulirt wird (§ 21), dem Stoffwechsel entzogen, obgleich dieselben von Pilzen ebenfalls als Nährstoffe verwandt werden[4]).

Natürlich kommt den verschiedenen Kohlenhydraten und Fetten ein speci-

---

1) Das über Chemie und Vorkommen der Kohlenhydrate Bekannte ist zusammengestellt bei Tollens, Handb. d. Kohlenhydrate Bd. I, 1888; Bd. II, 1895; Lippmann, Chemie d. Zuckerarten 1895. Ueber die Constitution etc. dieser Körper, die durch E. Fischer aufgehellt wurde, sind die Lehrb. d. Chemie zu vergleichen.

2) Vgl. Tollens 1895, l. c., p. 198, 240; Journal für Landwirthschaft 1896, Bd. 24, p. 171, u. Beibl. z. Biol. Centralbl. 1896, Bd. 6, p. 881; Goetze u. Pfeiffer, Versuchsst. 1896, Bd. 47, p. 58. Siehe auch § 54 in Bezug auf Kohlensäureassimilation. — Triosen, Nonnosen etc. scheinen in der Pflanze nicht vorzukommen, doch können einige künstlich dargestellte als Nährstoffe für Pilze, Hefen etc. dienen.

3) Pfeffer, Flora 1874, p. 40; W. v. Küster, Oelkörper d. Lebermoose 1894.

4) R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 315.

fisch verschiedener Nährwerth zu, wie sich schon aus den Erfahrungen an Pilzen (§ 66, 67) und aus der Einschränkung der Gährfähigkeit (Kap. IX) auf bestimmte Zuckerarten ergiebt. Ohne Frage bestehen ebenso in den höheren Pflanzen specifische Befähigungen, die aber, wie schon angedeutet, in den normalen Stoffwechselvorgängen nicht in ihrem ganzen Umfang in Anspruch genommen werden [1]). Immerhin geht aus den normalen Processen eine gewisse physiologische Gleichwerthigkeit der plastischen Kohlenhydrate und Fette hervor. Denn beide Körper functioniren zuweilen in derselben Pflanze als Reservestoffe und in bestimmten Fällen wird aus demselben Material successive Inulin, Stärke, Traubenzucker, Oel u. s. w. gebildet (vgl. Kap. X).

Diese und andere Metamorphosen sind als Mittel für die Erreichung von Aufspeichern, Mobilisiren, Wanderung, Verhütung von Verlust durch Exosmose u. s. w. wohl verständlich, obgleich es zu diesem Zwecke, wie sich aus § 22, 78 und 108 ergiebt, nicht unter allen Umständen auffälliger Metamorphosen bedarf. In der That scheinen z. B. Glucose, Rohrzucker, Oel ebensowohl als Reservestoffe, als auch als Wanderstoffe zu functioniren, während Stärke und Cellulosen natürlich erst nach einer Umwandlung in lösliche Körper wanderfähig werden, und auch Inulin scheint nur Reservestoff zu sein.

Es ist nicht wunderbar, dass die Pflanze zur Erfüllung der oben angedeuteten Aufgaben Operationen durchführt, die für sie mit Aufwand und Verlust von Energie und Material verknüpft sind. Uebrigens kann man u. a. sehr wohl den Vortheil einsehen, den beim Transportiren in Zellenzügen die wiederholte Lösung und Regeneration von Stärke hat (§ 108), eine Umwandlung, die in Zweigen bei abwechselndem Erwärmen und Abkühlen wiederholt ausgeführt wird (§ 92). Zur richtigen Würdigung des Geschehens müssen stets die gesammten Aufgaben und Bedürfnisse berücksichtigt werden. So mag daran erinnert sein, dass durch die Herstellung von unlöslichen Stoffen, oder von löslichen Verbindungen mit hohem Moleculargewicht (Inulin und andere Polysaccharide), neben der Erschwerung der Exosmose zugleich eine zu weit gehende Steigerung des Turgordruckes vermieden wird. Ferner ist es offenbar durchaus zweckentsprechend, dass in austrocknenden Samen u. s. w. neben Proteinstoffen wesentlich Stärke und Oel magazinirt werden, dass also lösliche und krystallisirende Körper thunlichst vermieden sind.

Auf Grund der empirischen Erfahrungen kann man auch nicht fordern, dass in allen Pflanzen zur Vermittelung der Translocation und des Einbeziehens in den Stoffwechsel eine ganz bestimmte Verbindung immer gebildet wird und gebildet werden muss. Denn wenn auch thatsächlich reducirende Zuckerarten (Glycosen) häufig auftreten und vielleicht sehr gewöhnlich als ein Durchgangsglied auch dann functioniren, wenn sie wegen zu geringer Anhäufung nicht nachweisbar sind, so dürfte es sich doch um verschiedenartige Glycosen handeln. Zudem ist schon (§ 66, 77) darauf hingewiesen, dass sehr wohl die Herstellung des gleichen Productes aus verschiedenem Ausgangsmaterial in der Weise gelingen kann, dass erst in dem Schlussacte die Uebereinstimmung erreicht wird.

Eine endgiltige Entscheidung dieser und ähnlicher Fragen ist ohne eine tiefere

---

1) Ueber die ungleiche Befähigung der verschiedenen Verbindungen zur Stärkebildung in den Chloroplasten vgl. § 55.

Einsicht in das gesammte Stoffwechselgetriebe unmöglich. In diesem sind aber Mobilisiren, Translociren u. s. w. der Reserve- und Nährstoffe nur Hilfsmittel, nur vorbereitende Partialfunctionen, die somit eher der empirischen Aufklärung zugänglich sind. Eine solche Aufklärung ist in der That bis zu einem gewissen Grade erreicht, wenn sich die Ursache einer Umsetzung auf ein Enzym zurückführen lässt (§ 1). Jedenfalls wird sich der Protoplast eines solchen bedienen müssen, um die umhüllende Reservecellulose zu lösen, und vielleicht wird die hydrolytische Spaltung der Stärke, des Inulins, des Rohrzuckers und anderer Polysaccharide, möglicher Weise auch die der Fette immer oder der Regel nach auf solche Weise ausgeführt (vgl. § 91). Indess sind die Enzyme nur dienende Glieder, die der Protoplast für das extracellulare Wirken und um sich Körper für die fernere Verarbeitung zugänglich zu machen, nicht entbehren kann. Ohne Frage wird aber der Organismus, der Enzyme zu formiren und die complicirtesten Synthesen durchzuführen versteht, auch die Fähigkeit besitzen, solche einfache Operationen, wie es die hydrolytischen Spaltungen sind, ohne Mithilfe eines Dieners zu vollbringen. Mit diesen Spaltungen geht häufig schon in den Stoffwanderungsvorgängen eine wiederholte Neubildung von Stärke oder von anderen Polysacchariden (eine hydrolytische Synthese) Hand in Hand, und wir wissen nicht, ob bereits in solchen einfacheren Processen complicirte Bindungen und Spaltungen im Inneren des Protoplasten in Anwendung kommen.

Während im Protoplasten die Stärke in bestimmten Chromatophoren entsteht, giebt es augenscheinlich z. B. für die Bildung von Fetten keine Specialorgane. Da aber Fette, wie viele Producte in den Zellsaft übertreten und auch in umgekehrter Richtung ein reger Austausch besteht, vermag der Ort des Vorkommens nicht schlechthin die Bildungsstätte zu kennzeichnen. Uebrigens werden wir auf die Bedeutung solcher Austauschvorgänge für die Erzielung und Regulation von Stoffwechselvorgängen noch fernerhin (§ 93) zu sprechen kommen.

Als Beispiel für Stoffumwandlungen der stickstofffreien Körper ist nachstehend die Zusammensetzung der ungekeimten Samen und der daraus erzogenen Keimpflanzen für Mais und Hanf mitgetheilt (vgl. p. 465 für Vicia sativa).

Die Befunde für Mais geben wir hier nach Boussingault[1]). Dieser cultivirte 22 Maiskörner mit dem bezeichneten Trockengewicht von 8,636 gr in Bimsstein und unterwarf die im Dunklen zwischen dem 5. und 25 Juli entwickelten Pflanzen, deren Stämmchen 8—10 cm maassen, der Analyse. Frucht- und Samenschale der Maiskörner sind hierbei immer mit analysirt worden.

	In 22 Samen g	In den Keimpflanzen g	Differenz g
Stärke (und Dextrin?) . .	6,386	0,777	— 5,609
Glycose	0	0,953	+ 0,953
Fett	0,463	0,150	— 0,313
Cellulose	0,516	1,316	+ 0,800
Stickstoffhaltige Substanz	0,880	0,880	0,000
Asche	0,156	0,156	0,000
Unbestimmte Stoffe . . .	0,235	0,297	+ 0,062
	8,636	4,529	— 4,107

1) Boussingault, Agronom., Chim. agricol. etc. 1868, Bd. 4, p. 261.

Die nachstehend mitgetheilten Untersuchungen Detmer's[1]) beziehen sich auf reife Hanfsamen und im Dunklen erzogene Keimpflanzen. In den 7 Tage alten Keimpflanzen (Columne 2) hatten die Wurzeln eine Länge von 2—3 cm erreicht, und das hypocotyle Glied begann sich eben zu strecken. Nach zehntägiger Cultur (Columne 4) waren Wurzeln und hypocotyles Glied je 3—4 cm lang.

	1 100 Gewth. ruhender Samen enthalten:	2 Nach 7 Tagen bleiben 96,91 Gwth. (Proc.) Trockensubstanz, die enthalten:	3 Differenz von 1—2	4 Die nach 10 Tagen bleibenden 94,03 Gwth. enthalten:	5 Differenz von 2—4
Fett.	32,65	17,09	— 15,56	15,20	— 1,89
Zucker (u. Dextrin)	0	0		0	
Stärke.	0	8,64	+ 8,64	4,59	— 4,05
Proteinstoffe. . .	25,06	23,99	— 1,07	24,50	+ 0,51
Unbestimmte Stoffe	21,28	26,13	+ 4,85	26,95	+ 0,82
Cellulose	16,51	16,54	+ 0,03	18,29	+ 1,75
Asche	4,50	4,50	0	4,50	0
	100,00	96,89		94,03	

Die Bilanz der mitgetheilten Zahlenwerthe zeigt, dass durch die Athmung mit der Zeit ein sehr erheblicher Substanzverlust herbeigeführt wird. Material für diesen Process, wie auch für Bildung von Glycose und Cellulose, lieferte beim Mais unzweifelhaft die verschwundene Stärke. Allerdings ist auch Fett verarbeitet, doch in zu geringer Menge, um selbst bei einseitiger Verwendung ausreichend zu sein zur Deckung des Athmungsverlustes oder zur Production der entstandenen Mengen von Glycose und Cellulose. Beim Hanf diente Fett jedenfalls zur Bildung von Stärke, auch von Cellulose, die möglicher Weise aus der zunächst entstandenen Stärke hervorgeht. Wenigstens ist zwischen dem 7. und 10. Tage eine erhebliche Menge von Stärke und viel weniger fettes Oel verarbeitet worden.

Ueber den Werth und die Bedeutung der Untersuchungen, durch welche zunächst nur Ausgangsmaterial und Endproducte gekennzeichnet werden, ist anderweitig das Nöthige gesagt (§ 77). Dass aber bei Zugrundelegung der nachweisbaren und sich ansammelnden Producte die Umwandlungen in verschiedener Weise und Reihenfolge verlaufen, geht schon aus den obigen Zahlen und aus anderweitigen Erfahrungen an höheren und niederen Pflanzen hervor, von denen einige in Folgendem und bei Besprechung der Stoffwanderung (Kap. X) Erwähnung finden. So wird z. B. beim Keimen der ölhaltigen Samen von Kürbis (Peters) und von Allium cepa (Sachs) sehr reichlich Glycose gebildet, die in den Keimlingen von Cannabis sativa kaum auftritt. Umgekehrt entsteht Oel in dem reifenden Endosperm von Ricinus aus Glycosen (Sachs), in dem Endosperm von Paeonia wesentlich aus Stärke (Pfeffer). Ferner wird aus der zuwandernden Glycose und Stärke in der Zuckerrübe Rohrzucker, in den Knollen von Dahlia und Helianthus Inulin gebildet.

1) Detmer, Physiol. chem. Unters. über die Keimung ölhaltiger Samen 1875, p. 40. Nach Leclerc du Sablon (Revue général. d. Botan. 1895, Bd. 7, p. 210) bildet sich beim Keimen auch etwas Glycose u. Rohrzucker. — Vgl. auch Frankfurt (Versuchsst. 1894, Bd. 43, p. 137). Die anderweitige Literatur über makrochemische u. mikrochemische Untersuchungen beim Keimen etc. von Samen ist § 109 citirt.

Eine Zusammenstellung solcher Thatsachen ist für uns nicht geboten, ebenso nicht eine Aufzählung des Vorkommens und der Verbreitung der Producte. Ueber diese Punkte giebt die p. 446 citirte Literatur, über die Kohlenhydrate besonders das Werk von Tollens Auskunft. Die folgenden ergänzenden und fragmentarischen Bemerkungen bezwecken auch nur auf einige physiologische Verhältnisse der häufiger vorkommenden Stoffe hinzuweisen. — Ueber Cellulosen vgl. § 83, 84.

Stärkekörner. Wie schon mitgetheilt, werden diese stets in grünen oder farblosen Chromatophoren gebildet, in denen sie verharren, bis sie durch Verwandlung in lösliche Producte entfernt werden[1]). Wenigstens ist ein Ausstossen in das Protoplasma oder den Zellsaft bisher nicht beobachtet[2]). Sollte dies zutreffen, so würde damit eine Wiederverwendung der Stärke nicht ausgeschlossen sein, da durch Secretion von Enzymen (durch Pilze u. s. w.) sogar diejenigen Stärkekörner nutzbar gemacht werden, die sich nicht mehr in einer lebendigen Zelle befinden. Ein solches Vorkommen wird in den stärkebildenden Pflanzen gewöhnlich nicht gefunden, da Stärke vor dem Absterben der Zelle zu verschwinden pflegt. Ueber die Bedeutung der Diastase bei der Lösung der Stärke, sowie über die regulatorische Lenkung dieses Processes vgl. § 91. Das Wachsthum der Stärke wird in Bd. II behandelt.

Die gewöhnliche, mit Jod sich bläuende Stärke besteht nach A. Meyer (l. c., p. 79) vorwiegend oder ganz aus Amylose, während die vereinzelt vorkommende, mit Jod sich roth färbende Stärke (Samenmantel von Chelidonium, Klebreis u. s. w.) vorwiegend Amylodextrin und wohl auch andere Dextrine enthält. Da diese Verbindungen bei der Einwirkung von Diastase als Zwischenproducte entstehen, so kann man die sich röthende Stärke als partiell umgewandelte normale Stärkekörner betrachten. Vielleicht gehören einzelne Pflanzenschleime zu den in Wasser löslichen Dextrinen und voraussichtlich kommt auch ein weiteres Product der diastatischen Wirkung, die Maltose häufiger in Pflanzen vor[3]).

Dextrose, Lävulose, Rohrzucker. Diese am meisten verbreiteten Zuckerarten functioniren sowohl als Wander-, wie auch als Reservestoffe (vgl. § 16, 54, 109). In allen diesen Fällen sind häufig alle drei Zuckerarten vereint, von denen aber gewöhnlich eine überwiegt. Doch sind selbst in der Zuckerrübe neben Rohrzucker geringe Mengen von Glycosen vorhanden und ebenso ist der früher oft übersehene Rohrzucker in den verschiedensten Pflanzen in kleinen Quantitäten nachgewiesen[4]). Von den beiden Glycosen überwiegt bald die Dextrose, bald die Lävulose. Jedoch ist in vielen Fällen überhaupt nur die Summe der reducirenden Zucker bestimmt und es bleibt dann in makrochemischen und mikrochemischen Untersuchungen fraglich, ob nicht noch andere Glycosen oder reducirende Polysaccharide (Maltose, Galactose, gewisse

1) Vgl. § 53—55. Näheres über Stärke u. die einschlägige Liter. bei A. Meyer, Unters. über die Stärkekörner 1895. Angaben über den Stärkegehalt von Pflanzen bei König u. bei Ebermayer. Der Stärkegehalt der Cerealien beträgt etwa 50—70, der Kartoffel 15—30 Proc. der Trockensubstanz.

2) Pfeffer, Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 177. Vgl. § 19. — In den Tracheen findet sich ebenfalls Stärke nur sofern jene lebend sind; Lange Flora 1891, p. 393.

3) Nachgewiesen in einigen Fällen von Brown u. Morris, Journal of the Chem. Soc. 1893, p. 662, Bot. Ztg. 1892, p. 465.

4) Vgl. Tollens, l. c. 1888, p. 104; 1895, p. 155; E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1895, Bd. 20, p. 511.

Dextrine u. s. w.) vorhanden sind. Auch wird voraussichtlich die Saccharose öfters von anderen nicht reducirenden Zuckerarten begleitet[1]).

Reichlich und in überwiegender Menge tritt der Rohrzucker z. B. in den Zuckerrüben, im Zuckerrohr, im Blutungssaft des Zuckerahorns, in einzelnen Früchten und Fruchtständen (Ananas, Banane), in den Rhizomen und Wurzeln von Rubia tinctorum von gewissen Labiaten, Umbelliferen u. s. w. auf, doch kommt er in geringer Menge mit anderen Zuckerarten auch in reifen Samen vor. In dem Saft des Zuckerrohrs werden bis 20 Proc. Rohrzucker gefunden, der in der Runkelrübe ursprünglich 5—8 Proc. betrug, jedoch in der Cultur bis auf 16 Proc. gesteigert ist. Dextrose und Lävulose werden sehr gewöhnlich zu Translocationszwecken, aber auch ziemlich oft zur Magazinirung benutzt. Beide sind namentlich in saftigen Früchten sehr verbreitet, aber z. B. auch in der Zwiebel von Allium cepa und Ornithogalum arabicum, ferner in den unterirdischen Theilen verschiedener Arten von Primula, Globularia aufgespeichert[2]). Da diese Anhäufung nicht selten bis zu 5—10 Proc., in den Weintrauben sogar bis zu 25 Proc. des Frischgewichts ansteigt, so muss in den zuckerreichen Zellen ein ansehnlicher osmotischer Druck herrschen. Dieser würde sich bei 25 Proc. Glycose ungefähr auf 37 Atm. stellen, sofern die Glycosen in der lebenden Pflanze als Monosaccharide vorhanden sind (§ 24). Dagegen wird durch eine gleiche Anhäufung von Rohrzucker ungefähr nur die Hälfte dieses osmotischen Druckes hervorgebracht.

Im Stoffwechsel werden die 3 Zuckerarten in jeder Richtung in einander übergeführt und aus verschiedenen Körpern producirt. Wenn also z. B. unter Verarbeitung von Oel oder auch von Stärke Rohrzucker entsteht, so kann man selbst in letzterem Falle nicht ohne weiteres voraussetzen, dass derselbe durch Condensation von Invertzucker formirt ist. Allerdings würde bei einer directen Entstehung aus Stärke die Mithilfe von Diastase ausgeschlossen sein, die aber ohnehin nur Dextrose oder Maltose (§ 91), also nicht die im Molecül des Rohrzuckers vorhandene Lävulose erzeugt. Da Lävulose und Dextrose aber sicherlich nicht allein durch Spaltung des Rohrzuckers entstehen, so wird offenbar sehr gewöhnlich schon mit der Production ein beliebiges Verhältniss beider Glycosen erzielt. Wie weit fernerhin eine der beiden Zuckerarten bevorzugt wird, ist unbekannt, doch wird nach den Erfahrungen an Pilzen u. s. w. bald die Dextrose, bald die Lävulose ansehnlicher verarbeitet[3]).

Galactose. Diese Glycose findet sich nach A. Meyer[4]) in verschiedenen Sileneen. Ob auch Milchzucker, in welchem die Gruppen der Galactose und Glycose vereint sind, in Pflanzen vorkommt, ist noch zweifelhaft. Dagegen ist die Gruppe der Galactose in den in vielen Pflanzen vorkommenden Galactanen (Hemicellulosen u. s. w.) und ebenso die Mannose in den Mannanen vertreten (§ 83).

Inulin kommt besonders in Compositen vor, jedoch auch in manchen

---

1) Im Embryo des Weizens z. B. nach Frankfurt (Versuchsstat. 1896, Bd. 47, p. 469) von Raffinose. Vgl. ferner Schulze, 1895, l. c., p. 534. An dieser Stelle u. im Handbuch von Tollens ist auch das über Stachyose, Melezitose u. s. w. Bekannte zu finden.

2) Vgl. Tollens, l. c. 1888, p. 32 u. 83; 1895, p. 76 u. 126; G. Kraus, Bot. Ztg. 1876 p. 604 etc.

3) Die Lit. ist angegeben bei Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 227.

4) A. Meyer, Bot. Ztg. 1886, p. 106.

Campanulaceen, Lobeliaceen, Stylidiaceen[1]), in Drosophyllum[2]), nach Cramer[3]) auch in Neomeris und einigen Siphoneen. Vorwiegend findet sich Inulin in den subterranen Theilen, indess wurde es in geringer Menge auch in oberirdischen Stengeln und in Blättern einzelner Pflanzen beobachtet[4]). Offenbar functionirt Inulin wesentlich als Reservematerial, doch scheint es nach den Beobachtungen von G. Kraus gelegentlich in Wanderbahnen aufzutreten. Für seine vorwiegende Verwendung als Reservestoff sprechen die Beobachtungen Prantl's, nach denen Inulin öfters einjährigen Compositen fehlt und in zweijährigen häufig mit der Blüthezeit verschwindet. In der lebendigen Zelle erhält sich das Inulin auch dann in Lösung, wenn unter gleichzeitiger Abkühlung die Concentration durch Plasmolyse noch weiter gesteigert wird, während nach dem Absterben je nach Umständen eine feinkörnige oder sphärokrystallinische Abscheidung erfolgt[5]). Ob in der lebenden Zelle einfach eine übersättigte Lösung besteht, oder ob das an sich schwer lösliche Inulin durch andere Mittel in Lösung gehalten wird, ist noch nicht aufgeklärt (vgl. p. 466 für Asparagin).

Ferner ist unbekannt, ob bei der Mobilisirung des Inulins allgemein ein hydrolysirendes Enzym mitwirkt (§ 91. Diastase und Hefe-Invertin sind unwirksam.). Uebrigens treten bei der chemischen Zerspaltung verschiedene Zwischenproducte auf und auch in der Pflanze scheint das Inulin häufig von wechselnden Mengen einiger verwandter Stoffe begleitet zu sein, so von **Lävulin, Inulenin, Synanthrin**[6]). — Lävulin kommt auch in einigen inulinfreien Pflanzen vor, ebenso **Triticin, Irisin, Sinistrin** und einige andere dem Inulin verwandte Polysaccharide[7]).

Glycogen. Durch Errera's[8]) und die sich anschliessenden Studien ist dargethan, dass sich Glycogen vielfach in höheren und niederen Pilzen findet. Vermuthlich functionirt dieses den Dextrinen verwandte Polysaccharid, das in der Bierhefe bis zu 30 Proc. des Trockengewichts ausmacht, als Reservestoff. Wenigstens wurde von Clautriau für grössere Pilze (Phallus u. s. w.) ein Consum mit dem Wachsen constatirt. Wenn augenscheinlich das Glycogen durch Hefe nicht vergohren wird[9]), so dürfte es doch wohl, wie so manche andere nicht vergährbare Stoffe, bei aerobem Leben als Nährstoff verwendbar sein. Möglicher Weise erklären sich einige Widersprüche aus dem Vorkommen verschiedener Glycogene, obgleich das thierische und pflanzliche Glycogen der

---

1) Tollens, l. c. 1888, p. 199; 1895, p. 233; Prantl, Das Inulin 1870; G. Kraus, Bot. Ztg. 1877, p. 330; Vöchting, Bibliotheca botanica 1887, Heft 4, p. 52 u. Sitzungsber. d. Berlin. Akad. 1894, p. 711; Ehrhardt, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 207 (Leucojum).

2) Penzig, Unters. über Drosophyllum lusitanic. 1877.

3) Cramer, Ueber Neomeris u. Cymopolia 1887, p. 16, 26. (Separat. a. Denkschr d. schweiz. Naturf.-Ges. Bd. 30.)

4) G. Kraus; Vöchting, l. c.; Pistone de Regibus, Botan. Centralbl. 1883, Bd. 13, p. 365; Beauvisage, Bot. Jahresb. 1888, p. 47 (bei d. Violacee Jonidium; G. Meyer, Bericht d. Bot. Ges. 1896, p. 355.

5) Vgl. Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 76.

6) Vgl. Tollens, l. c.; Tarnet, Compt. rend. 1893, Bd. 117, p. 50.

7) Vgl. Tollens, l. c. — Nach Brown u. Morris (Journ. of the Chim. Soc. 1893, p. 660) ist der von A. Meyer in Yucca filamentosa als Sinistrin angesprochene Körper Inulin.

8) Errera, Le Glycogène chez l. Basidiomycètes 1885 (Mém. d. l'Acad. royal d Belgique Bd. 27); Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. 3, p. 116; Clautriau, Étude chimique du Glycogène 1895. Hier ist die übrige Lit. zusammengestellt.

9) A. Koch u. H. Hosaeus, Centralbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 16, p. 146; M. Cremer, Zeitschr. f. Biol. 1895, Bd. 32, p. 1.

Hauptsache nach übereinzustimmen scheinen. Beide bilden mit Wasser eine trübe colloidale Lösung, die so schwer diosmirt, dass das Glycogen aus Pilzen, Hefe u. s. w. erst nach Zerreissung der Zellwand ausziehbar ist.

Mannit, Trehalose. Von den sechswerthigen Alkoholen ist der Mannit ziemlich verbreitet[1]. Ausser in verschiedenen Phanerogamen findet er sich besonders reichlich in manchen Hutpilzen und Schimmelpilzen[2]. In den Pilzen ist der Mannit nicht selten mit Trehalose (Disaccharid) vereint. Wo letztere, wie in verschiedenen Pilzen, in der Jugend dominirt, während mit dem Alter Mannit zunimmt, wird dieser offenbar aus Trehalose gebildet. Doch muss Mannit auf andere Weise bei Agaricus campestris u. s. w. formirt werden, da dieser Pilz nach Müntz Mannit, aber nie Trehalose enthält, während umgekehrt Agaricus muscarius Trehalose, aber keinen Mannit producirt. Ausserdem wird nach Müntz von Penicillium glaucum stets Mannit, aber keine Trehalose gebildet, gleichviel ob ihm als organische Nahrung Weinsäure, Glycose, Stärkekleister oder Fruchtsäfte geboten sind, während Mucor mucedo stets Trehalose producirt.

Ohne Frage wird auch in den höheren Pflanzen Mannit nicht immer in derselben Weise gebildet und verarbeitet. Speciell in den Früchten der Oliven geht nach den Angaben von de Luca[3] aus dem zuwandernden und in der jungen Frucht sich ansammelnden Mannit das fette Oel hervor. Freilich bedürfen diese Angaben noch der näheren Prüfung, da nach Funaro[4] Mannit in den Früchten erst auftreten soll, nachdem die Hauptmasse des Fettes gebildet ist.

Ueber die Entwickelung von Wasserstoff in der intramolecularen Athmung bei Verarbeitung von Mannit vgl. § 99.

Von den dem Mannit verwandten Körpern findet sich **Dulcit** in Melampyrum, Evonymus und manchen anderen Pflanzen, während der **Sorbit** selten vorzukommen scheint (vgl. Tollens).

Erwähnt sei noch, dass der zuckerähnliche **Inosit,** ein fünfwerthiger Phenolkörper nach Maquenne[5], bei dem Reifen der Frucht von Phaseolus wie ein plastischer Körper verschwindet.

Schleime und Gallerten (Gummiarten, Pectinstoffe u. s. w.). Auf Grund von physikalischen Eigenschaften (vgl. § 12—14) sind hier Körper zusammengefasst, die theilweise am Aufbau der Zellhaut betheiligt, theilweise in Zellen oder Secretbehältern gelöst sind oder auch nach Aussen secernirt werden. Zumeist gehören diese Verbindungen zu den Kohlenhydraten, doch besteht nach Jshii[6] der Schleim in der Wurzel von Dioscorea japonica aus einem Proteinstoff, welcher dem thierischen Mucin ähnlich ist. Wie vielfach im Thierkörper werden also wohl noch öfters in Pflanzen Glycoproteide u. s. w. als Schleimsubstanzen vorkommen.

---

1) Tollens, l. c. 1888, p. 266; 1895, p. 281.

2) Müntz, Annal. d. chim. et d. physique 1876, V. sér., Bd. 7, p. 60; Bourquelot, Bot. Centralbl. 1892, Bd. 50, p. 78; Winterstein, Zeitschr. für physiol. Chemie 1894, Bd. 29, p. 76.

3) De Luca, Annal. d. scienc. naturell. 1861, IV. sér., Bd. 15, p. 92; 1862, IV. sér., Bd. 18, p. 125. Vgl. die Lit. bei A. Meyer, Bot. Ztg. 1886, p. 129.

4) Funaro, Versuchsstat. 1880, Bd. 25, p. 55.

5) Maquenne, Annal. d. chim. et d. phys. 1887, VI. sér., Bd. 12. — Tollens, 1888, p. 253; 1895, p. 293.

6) Ishii, Versuchsstat. 1895, Bd. 45, p. 434. Ueber animalische Mucine etc. vgl. Neumeister, Physiol. Chem. 1893, Bd. I, p. 35.

So weit die derzeitigen chemischen Kenntnisse ein Urtheil gestatten, sind die den Kohlenhydraten zugehörenden Schleime und Gallerten hochmoleculare Verbindungen verschiedener Kohlenhydrate, in deren Molecül wohl öfters andere Gruppen eingetreten sind[1]. So sind die typischen Gummiarten vorwiegend Pentosane (Verbindungen von Pentosen), während die Dextrine Hexosane sind, bei deren Abbau in sehr anschaulicher Weise alle Uebergänge von dem gallertigen Zustand bis zu den colloidalen und krystalloiden Lösungen durchlaufen werden. Ferner sind z. B. in dem Molecül der z. Th. gallertartigen Reservecellulosen (Hemicellulosen) allein Hexosen oder auch Pentosen vertreten (§ 83).

Nach neueren Untersuchungen[2] ist es kaum zweifelhaft, dass die noch wenig bekannten Pectinkörper zu den Kohlenhydraten gehören, in deren Molecül neben Pentosen und Hexosen andere Gruppen (theilweise vielleicht Glyconsäuren) eingetreten sind. Hierbei wird vermuthlich durch vollkommene gegenseitige Bindung das hoch zusammengesetzte neutrale Pectin gewonnen, während dann, wenn durch partielle Hydrolyse eine Carboxylgruppe frei wird, Körper von saurem Charakter entstehen (Pectinsäuren), von denen die in Wasser unlöslichen durch Alkalien gelöst werden. Dagegen scheinen mit Calcium gewisse dieser Körper unlösliche Verbindungen einzugehen. Uebrigens bestehen ähnliche Verhältnisse bei manchen Gummiarten, die theilweise sich den Pectinkörpern anschliessen. Ebenso wie andere Kohlenhydrate sind auch die Pectinkörper theilweise gelöst oder in fester Form an dem Aufbau der Zellwand betheiligt. Denn der Aggregatzustand und andere Eigenschaften werden durch die Grösse und Constitution des Molecüls und der Molecülaggregate (vgl. auch § 12—14), sowie durch lockere Verbindung mit anderen Körpern in mannigfacher Weise modificirt. Eben desshalb vermag die Pflanze die Kohlenhydrate und deren Verbindungen zu sehr verschiedenen Zwecken zu verwenden.

So gut wie andere Stoffwechselproducte nehmen auch die Schleime u. s. w. auf verschiedene Weise und ohne Frage theilweise durch Synthese, theilweise durch Abbau ihren Ursprung. Letzteres ist z. B. dann der Fall, wenn Gallerten, Gummi, Schleime und zwar zuweilen in sehr ausgedehnter Weise durch Metamorphose der Zellwand entstehen. Jedoch werden mindestens ebenso oft Schleime im Inneren der Zelle erzeugt, ohne dass Cellulosen als Zwischenproducte in das Leben treten. Auch gehen umgekehrt öfters aus schleimigen Secreten Hüllen von gallertartiger oder noch festerer Beschaffenheit hervor. Ferner lassen die directen Beobachtungen keinen Zweifel, dass die Pectinstoffe sehr gewöhnlich nicht durch eine Metamorphose der Zellwand entstehen[3], wie es in Folge eines ungerechtfertigten Generalisirens von verschiedenen Autoren angenommen wurde[4].

Speciell die retrograden Metamorphosen der Zellhaut dürften im allgemeinen mit Hilfe von Enzymen erreicht werden. Dass durch solche auch schleimige Producte entstehen, lehrt schon die intermediäre Bildung von Dextrinen bei der hydrolytischen Spaltung der Stärke. Solche Schleime oder Gallerten sind aber vermuthlich öfters oder unter bestimmten Bedingungen das vorläufige Endproduct der Wirkung von Zellhautenzymen[5], deren sich die Pflanze viel-

---

1) Vgl. Tollens, Handb. d. Kohlenhydrate 1895, Bd. II, p. 198, 240.
2) Tollens, l. c., p. 242.
3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 507.
4) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1865, Bd. 50, Abth. 2, p. 442, u. die hier cit. Literatur.
5) Vgl. Grüss, Bibliotheca botan. 1896, Heft 39, p. 7 u. § 91.

fach bedient. In solchen Erwägungen dürfte auch die Gummosis der Zellwand durch ein Enzym bewirkt werden, obgleich die Existenz eines Gummifermentes bisher nicht erwiesen ist[1]). Ebenso ist ein problematisches Enzym die »Pectase«, die bei Gegenwart von Kalksalzen die Spaltung des Pectins und die Ausscheidung von Calciumpectat verursachen soll[2]).

Wie nicht anders zu erwarten, werden die hier behandelten Stoffe zu verschiedenen Zwecken benutzt. So sind gallertartige Körper in dem Aufbau der Zellwandung betheiligt, in der Pectinstoffe vielleicht niemals fehlen (§ 83). Ferner dienen nicht nur die gallertartigen Reservecellulosen, sondern auch die im Zellinhalt gelösten Schleime der Knollen von Orchis, der Rhizome von Symphytum u. s. w.[3]) als Reservestoffe. Auch functioniren vielleicht öfters Pectinstoffe als plastisches Material, obgleich es noch fraglich ist, ob die zuweilen erhebliche Abnahme dieser Körper beim Reifen der Früchte[4]) durch eine Verwandlung der Pectinkörper in Zucker u. s. w. erzielt wird.

Die in den Zellen oder in bestimmten Secretbehältern verbleibenden aplastischen Schleime werden wohl immer für bestimmte Ziele gebildet, während in der schleimigen Gährung der Schleim dauernd entsteht und secernirt wird. Die in begrenzter Menge producirten aplastischen Schleimstoffe haben wohl zumeist eine ökologische Bedeutung. Theilweise mögen sie einen gewissen Schutz bei Verwundungen oder gegen Thiere gewähren. In anderen Fällen dienen die Schleime zum ersten Befestigen von Samen u. s. w. und es ist schon darauf hingewiesen (§ 38), dass die Schleime trotz ihrer sehr geringen osmotischen Wirkung in anderer Weise für Einengung der Transspiration sorgen können. In Bezug auf Stoffaufnahme vgl. § 21.

Näheres über diese, sowie über die morphologischen und anatomischen Verhältnisse ist in der einschlägigen Literatur nachzusehen. Je nachdem von morphologischen, functionellen oder ökologischen Gesichtspunkten ausgegangen wurde, mussten natürlich die versuchten Eintheilungen verschieden ausfallen.

Vgl.: De Bary, Vergleichende Anatomie 1877, p. 86, 150, 210; Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie 1889, p. 204; Walliczek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 209; Schilling, Flora 1894, p. 280; Mangin Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1894, Bd. 41, p. XL; Haberlandt, Physiol. Anat. 1896, II. Aufl., p. 439 und die an diesen Stellen citirte Literatur.

Fette. Eine kleine Menge von Fett fehlt anscheinend in keinem Protoplasten (§ 11), wenn es auch oft, in Folge der feinen Vertheilung oder Bindung erst bemerklich wird, nachdem ein Zusammenfliessen in Tröpfchen bewerkstelligt ist[5]). Eine solche Separation pflegt einzutreten, sobald sich, wie es häufig der Fall ist, eine grössere Menge von Fett ansammelt. Dieses functionirt z. B. in vielen Samen, aber auch in manchen Knollen, Baumstämmen u. s. w. als Reservematerial[6]). In diesem ist dem Neutralfette zumeist entweder keine oder

---

1) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1885, Bd. 92, p. 40. Vgl. dazu Reinitzer, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1890, Bd. 14, p. 453.

2) Bertrand u. Mallève, Compt. rend. 1895, Bd. 121, p. 726; Maumené, ebend. 1894, Bd. 119, p. 1012.

3) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 181, 196; A. Meyer, Archiv d. Pharmac. 1886.

4) Vgl. z. B. Chodnew, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1844, Bd. 51, p. 392 u. d. Lit. über Reifen d. Früchte in § 109.

5) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 2.

6) Ueber Entstehen durch Kohlensäureassimilation vgl. § 54. Auf aplastische Fettmassen u. auf Wachsarten ist p. 468 hingewiesen.

eine mässigere Menge freier Säure beigemengt, die aber mit dem Mobilisiren so zunimmt, dass das Wanderfett gewöhnlich 10—30 Proc., zuweilen sogar fast die Gesammtmenge der Fettsäuren im freien Zustand enthält[1]). Neben Oelsäure, Palmitinsäure, Stearinsäure kommen einige andere der höheren Fettsäuren häufiger oder nur vereinzelt vor[2]) und zwar werden häufig Gemische von einigen Säuren, bezw. von deren Glyceriden angetroffen. Im Grossen und Ganzen überwiegen in den Pflanzen die flüssigen Fette, doch finden sich z. B. in den Samen von Cacao, Myristica u. s. w. Fette, die auch in der lebendigen Zelle bei gewöhnlicher Temperatur fest sind[3]).

Augenscheinlich sind keine Specialorgane mit der Bildung des Oeles betraut[4]), das im Protoplasma zunächst in sehr feiner Vertheilung auftritt. Weiterhin fliesst das producirte Fett zu Tröpfchen zusammen, die ebenso wie das von Aussen zugeführte Fett mit der Anhäufung in den Zellsaft secernirt werden[5]). In diesem ist desshalb z. B. in Samen die Hauptmenge des Oeles zwischen den Proteinkörnern zu finden. Bei der Fortentwickelung der Samen und wohl ebenso in anderen Fällen wird dann das Oel oft in auffälliger Weise von neuem emulgirt[6]) und voraussichtlich zu fernerem Umsatz wiederum in das Protoplasma spedirt. Doch dürfte die Abspaltung der Fettsäuren auch schon im Zellsaft vollführt werden. Wenigstens wird von Pilzen das dargebotene Fett extracellular zerspalten und die Erfahrungen mit Pilzen lehren zugleich, dass bei genügender Vertheilung auch feste Fette der Verarbeitung zugänglich sind (Schmidt l. c.). Wie weit zu solcher Zerspaltung bestimmte Enzyme verwandt werden, ist noch unbekannt (§ 91). Da aber selbst bei reichlichster Bildung von freien Fettsäuren Glycerin nicht nachweisbar ist (Müntz; Schmidt), so muss dieses schnell weiter verarbeitet werden. Wie schon hervorgehoben (§ 16), ist Aufnahme und Wanderung der Fette im hohen Grade von der Gegenwart freier Säuren abhängig.

Ueber den Mehrverbrauch von Sauerstoff bei Verarbeitung von Fetten vgl. § 96. Die Wachsarten dürften, wie schon bei p. 468 bemerkt ist, wesentlich als aplastische Stoffe functioniren und der Regel nach durch Secretion in die Wandungen und auf die Oberfläche von Zellwandungen gelangen[7]).

Den Fetten schliessen sich ferner die **Lecithine** an, Glyceride, in die neben den Fettsäuren noch Phosphorsäurereste und Cholin aufgenommen sind. Erwähnt wurde schon § 11, dass diese Körper vielleicht zum Aufbau des Protoplasten nothwendig sind. Ob diese Verbindungen, deren Menge in der Entwickelung von

---

1) R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 345; Müntz, Annal. d. chim. et d. physiqu. 1871, IV. sér., Bd. 22, p. 472, u. in Boussingault's Agronom., Chim. agricol. etc. 1874, Bd. 5, p. 50; Mesnard, Annal. d. scienc. naturell. 1893, VII. sér., Bd. 18, p. 298.

2) Siehe d. Lehrb. d. Chemie und R. H. Schmidt, l. c., p. 338.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 485.

4) Uebrigens sind auch die Chromatophoren zur Oelbildung befähigt und es ist nicht ausgeschlossen, dass dieses sich zuweilen in bestimmten plasmatischen Organen vorwiegend bildet und ansammelt. Ueber die Elaioplasten (Oelbildner) vgl. die Liter. bei Zimmermann, Beih. z. Bot. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 165; v. Küster, Oelkörper d. Lebermoose 1894; Schütt, Die Peridineen 1895, p. 75. Die Annahme Altmann's, dass die Granula specielle Fettbildner seien, ist in dieser Form sicher nicht gerechtfertigt.

5) Vgl. R. H. Schmidt, l. c., p. 325, 338; Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 180.

6) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 525.

7) Vgl. de Bary, Vergl. Anatom. 1877, p. 86; Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. 1896, II. Aufl., p. 98. Siehe auch dieses Buch § 21.

Keimpflanzen u. s. w. bald zu-, bald abnimmt, bei dem Umsatz der Fette u. s. w. eine Rolle spielen, ist ebenfalls noch unbekannt[1]). Vermuthlich steht das Vorkommen von **Cholin**[2]) in der Pflanze mit der Bildung und dem Umsatz der Lecithine im Zusammenhang.

Allgemein scheinen ferner in den Pflanzen **Cholesterine**[3]) vorzukommen, diese einwerthigen Alkohole, die mit Fettsäuren ebenfalls esterartige Verbindungen, die Wollfette eingehen. Vermuthlich werden diese animalischen Producte auch von vegetabilischen Organismen erzeugt.

§ 83. Die Baustoffe der Zellwand.

Die Zellwandungen, welche der Protoplast als schützende und festigende Hülle, sowie für andere Zwecke aufbaut und modificirt, besteht nicht überall aus demselben Materiale. Vielmehr ist durch neuere Untersuchungen festgestellt, dass die Zellwände aus einfachen oder gemischten anhydrischen Verbindungen verschiedener Kohlenhydrate aufgebaut sind, in deren grosses und complexes Molecül nicht selten noch andere Gruppen aufgenommen sind. Durch die ungleiche Zusammenfügung solcher qualitativ verschiedenen Molecüle, sowie durch Einlagerung anderer organischer und anorganischer Verbindungen ist eine unabsehbare Mannigfaltigkeit möglich. Thatsächlich lassen schon die mikroskopischen Beobachtungen vielfache Differenzen in den Eigenschaften der Wandungen und sehr gewöhnlich schon in den verschiedenen Schichten derselben Wandung erkennen, Differenzen, die, wie Verkorkung, Cuticularisirung, Verholzung u. s. w. von der Pflanze zur Erreichung verschiedener Ziele und Zwecke hergestellt und nutzbar gemacht werden.

Die Zellwandung ist überhaupt nur eine morphologisch abgegrenzte Hülle, die Verschiedenartigkeit in dem Aufbau und in der Zusammensetzung gestattet und besitzt[4]). In chemischer Hinsicht sind also in jedem einzelnen Falle die vorliegenden Verbindungen zu kennzeichnen und, je nach der Construction des Molecüls der betheiligten Anhydrite der Kohlenhydrate, sind diese als Glucosane (Dextrosane), Galactane, Arabane u. s. w., ferner als Gluco-Mannane, Galactoso-Pentane u. s. w. zu unterscheiden[5]).

Da nun die typische Cellulosehaut als Product der hydrolytischen Spaltung zwar zumeist nur Dextrose, in anderen Fällen jedoch zugleich Mannose und andere Glycosen liefert, so wird man am zweckmässigsten mit E. Schulze »Cellulose« als eine Gruppenbezeichnung gebrauchen. Diejenigen Cellulosen, welche

1) Lit. E. Schulze, Versuchsstat. 1894, Bd. 43, p. 307; Frankfurt, ebenda 1894, Bd. 43, p. 177. Vgl. auch Neumeister, Physiol. Chemie 1893, Bd. I, p. 69.

2) E. Schulze, Versuchsstat. 1895, Bd. 46, p. 69.

3) Lit. E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1890, Bd. 14, p. 512, u. Uebereinstimmung d. Stoffe im Pflanzen- u. Thierreich 1894, p. 10; Gérard, Bot. Centralblatt 1892, Bd. 50, p. 110.

4) Vgl. E. Schulze, Biol. Centralbl. 1896, Bd. 16, p. 849.

5) Näheres ist zu finden bei Tollens, Handb. d. Kohlenhydrate 1895, Bd. 2, p. 248, 198; E. Schulze, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 1; Zeitschr. f. physiol. Chemie 1894, Bd. 19, p. 38. Vgl. auch § 84.

relativ leicht durch Säuren und Alkalien angegriffen und gelöst werden, hat dann Schulze weiter als »Hemicellulosen« zusammengefasst. Diese, in deren Molecül gewöhnlich ausser Dextrose noch andere Zuckerarten vertreten sind, werden vielfach als Reservecellulosen, jedoch auch zum Aufbau von solchen Zellwandungen benutzt, die zu dauerndem Verbleib bestimmt sind. Von diesen Hemicellulosen giebt es alle Uebergänge zu typischen Cellulosen einerseits, sowie zu Gallerten und Schleimen andererseits. Eine bestimmte Abgrenzung ist also um so weniger möglich, als die Körper dieser Gruppen augenscheinlich wiederum unter sich Verbindungen eingehen.

Von den Hemicellulosen lassen sich ferner nicht scharf trennen die in Wasser unlöslichen Pectinstoffe, welche in keiner Membran zu fehlen scheinen und zuweilen sogar prävaliren. Die Pectinkörper kommen aber wahrscheinlich durch Aufnahme anderer Gruppen in das Molecül von Polyanhydriten der Kohlenhydrate zu Stande (p. 476). Voraussichtlich werden auch Verholzung, Verkorkung u. s. w. durch das Zusammenwirken von molecularen Umlagerungen und von Einlagerung fremder Körper erzielt.

Unter den Pilzen giebt es ausser den Wandungen aus Cellulose auch solche, die Chitin enthalten oder fast ganz aus diesem Proteinstoffe, einem Glycoproteid bestehen, das man natürlich ebenso gut als ein Derivat der Kohlenhydrate auffassen kann[1]). Da nun andererseits bei Thieren öfters neben Chitin etwas Cellulose, vereinzelt sogar reine Cellulose gefunden wird[2]), so tritt um so klarer hervor, dass auch in Bezug auf die innere Gerüstsubstanz kein durchgreifender Unterschied zwischen Pflanzen und Thieren besteht, dass vielmehr bei den Pflanzen nur vorwiegend Kohlenhydrate, bei den Thieren aber vorwiegend Chitin und andere Proteinstoffe als Gerüstsubstanz Verwendung finden.

Bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Thiere ist es von vornherein unwahrscheinlich, dass in allen Fällen die Zellwand primär aus derselben Substanz aufgebaut ist. In der That scheinen die Pilze direct chitinhaltige Häute zu bilden und die als Reservecellulose fungirenden Wandschichten werden sogleich als Galactane, Mannane u. s. w. angelagert[3]). Ueberhaupt werden ohne Frage nähere Studien lehren, dass vielfach Wandungen oder Wandschichten schon im Augenblick ihrer Entstehung nicht aus Dextrosocellulose bestehen. Doch können natürlich die so oder anders zusammengesetzten Wandungen oder Wandschichten weiterhin verschiedene Metamorphosen erfahren.

Hand in Hand mit den makrochemischen Fortschritten wird es auch möglich werden auf mikrochemischem Wege die Vertheilung der Membranstoffe in der Pflanze und in der einzelnen Zellwand näher zu präcisiren. Die derzeitige Sachlage ergiebt sich z. B. aus Zimmermann's Mikrotechnik p. 135.

---

1) Winterstein, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1894, Bd. 19, p. 521; 1895, Bd. 21, p. 134; Bericht d. Bot. Ges. 1895, p. 65; Gilson, La Cellule 1894, Bd. 11, p. 5; Botan. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 289; Tollens, l. c., p. 255. Die übrige Liter. ist hier citirt. Ueber die Pilzcellulosen vgl. ferner de Bary, Morphol. u. Biolog. d. Pilze 1884, p. 9 Zimmermann, Mikrotechnik 1893, p. 157. Ueber die Membranen der Flechten siehe Escombe, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1896, Bd. 22, p. 288. — Vermuthlich sind auch das Exinium und Perinium mancher Sporen stickstoffhaltig.

2) Ambronn, Mitthlg. a. d. Zool. Station in Neapel 1890, Bd. 9, p. 475. Ueber Chitine etc. vgl. Neumeister, Physiol. Chem. 1893, Bd. I, p. 38.

3) Vgl. z. B. Grüss, Bibliotheca botanica 1896, Heft 39, p. 13.

Unter Zuhilfenahme der mikroskopischen und mikrochemischen Methoden wird theilweise eine Entscheidung möglich sein, ob die makrochemischen Producte der Zerspaltung einer Zellhaut einheitlichen oder verschiedenartigen Molecülen entstammen. Bei den mikrochemischen Studien ist andererseits nicht zu vergessen, dass durch Lösungsmittel nicht nur incrustirende Substanzen entfernt, sondern auch Spaltungen verursacht werden, und auf diese ist z. B. mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen, wenn erst nach energischen Eingriffen eine Cellulosereaction erhalten wird.

Durch die makrochemische Untersuchung ist z. B. zunächst nur festgestellt, dass als Reservematerial in Samen vielfach Hemicellulosen functioniren, die als hauptsächliche Spaltungsproducte, Mannose, Galactose, theilweise auch Pentosen (Arabinose, vielleicht auch Xylose) liefern. Voraussichtlich handelt es sich dabei um complexe Polyanhydrite, doch dürften nach den mikroskopischen Beobachtungen in den bei dem Mobilisiren sich lösenden Wandschichten öfters verschiedenwerthige Molecüle vorhanden sein[1]). Jedenfalls ist es beachtenswerth, dass die Reservecellulosen zum guten Theil aus den leichter angreifbaren Hemicellulosen bestehen. Indess sind die Pflanzen sehr wohl befähigt, auch typische Cellulosen wiederum zu resorbiren (Bspl. bei der Conjugation, beim Eindringen von Pilzen u. s. w.). Andererseits lehren die Erfahrungen an Algen u. s. w., dass, wo es darauf ankommt, leicht angreifbare, ja sogar die durch heisses Wasser ausziehbaren Wandsubstanzen selbst im Hungerzustand intact bleiben. Die theilweise den Hemicellulosen sich anschliessenden Pectinstoffe (§ 82) lassen sich ohne eine zureichende makrochemische Kenntniss natürlich nicht mikrochemisch präcisiren. Es muss also dahin gestellt bleiben, ob alles was Mangin[2]) als Pectinstoffe anspricht, real zu diesen gehört, die allerdings in der Zellhaut oder in bestimmten Schichten dieser sehr verbreitet zu sein scheinen.

Verholzung[3]). Wahrscheinlich handelt es sich in den verschiedenartigen Verholzungen neben Infiltrationen mit Holzgummi, Aschenbestandtheilen u. s. w. um moleculare Veränderungen und Verbindungen. Denn die Lösungsverhältnisse und Reactionen zwingen zu der Annahme, dass in der Holzwandung Cellulose, Pentosen (Xylane) und aromatische Gruppen in resistenten Verbindungen vorhanden sind. Ob esterartige Verbindungen mit Ligninsäuren u. s. w. oder ob andere Vereinigungen vorliegen, muss dahin gestellt bleiben. Die üblichen Ligninreactionen sind wahrscheinlich theilweise durch die aromatischen Gruppen, theilweise durch die Pentosane bedingt. Ebenso sprechen die Erfahrungen dafür, dass es sich in den **verkorkten und cuticularisirten Membranen** nicht nur um Imprägnation mit wachsartigen u. s. w. Stoffen, sondern auch um besondere Verbindungen von Cellulosearten handelt (vgl. § 21).

---

1) Ausser den schon citirten Schriften von E. Schulze etc. vgl. auch E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1895, Bd. 21, p. 392, u. Bericht der Botan. Ges. 1896, p. 66. Ferner Grüss, Biblioth. bot. 1896, Heft 39; Bot. Centralbl. 1897, Bd. 70, p. 242; Elfert, Bibliothec. botan. 1894, Heft 30; Nadelmann, Jahrb. f. wiss. Botan. 1890, Bd. 21, p. 609; Reiss, Landw. Jahrb. 1889, Bd. 18.

2) Mangin, Rech. anatom. s. l. composés Pectiques 1893; vgl. Zimmermann, Mikrotechnik p. 162.

3) Literat. bei Tollens, l. c. 1895, p. 270; 1888, p. 239; Zimmermann, Mikrotechnik p. 140.

§ 84. Entstehung und Veränderung der Wandsubstanz.

Bis dahin ist noch nicht aufgehellt, in welcher Weise das verschiedene Baumaterial für die Zellwand im Stoffwechsel erzeugt und derart zusammengeführt und zusammengefügt wird, dass eine Wandung entweder an der Aussenfläche (plasmolysirte Protoplasten, Schwärmsporen u. s. w.) oder im Inneren des Protoplasten[1]) (bei der Zelltheilung) zu Stande kommt.

Es ist sogar noch zweifelhaft, ob die Neubildung einer Zellwand um einen nackten Protoplasten durch eine Metamorphose der Hautschicht, oder durch die Secretion einer geeigneten Substanz oder auf beiderlei Weise erzielt wird[2]). Von vornherein kann keine dieser Modalitäten als unzulässig bezeichnet werden. Denn im Organismus werden häufig Kohlenhydrate aus Proteinstoffen gebildet (§ 80 und vielleicht lässt sich an geeigneten Versuchsobjecten (Pilzen) direct erweisen, dass der Protoplast derartige Spaltungen und Umsetzungen auch in der Chitinsubstanz etc. der umhüllenden Wandung verursacht. Andererseits würde es in vollem Einklang mit der mannigfachen secretorischen Thätigkeit des Protoplasten stehen, wenn dieser sich durch Ausscheidung eine Wandumhüllung schafft. In der That wird in unzweifelhafter Weise durch Secretion von manchen Conjugaten, Flagellaten u.s.w. eine ansehnliche Gallerthülle erzeugt[3]), die nur einer weiteren Condensation bedarf, um eine festere Cellulosewandung zu werden. Nun werden aber in der Zellwand durch Vermittelung des lebendigen Protoplasten mannigfache Metamorphosen ausgeführt und aus manchen Schleimen wird sogar schon durch die Einwirkung von Säuren Cellulose abgespalten[4]). Uebrigens würde auch einer Ausscheidung (§ 19) und nachherigen Verkettung fester Partikel nichts im Wege stehen.

Ebenso ist nicht bekannt, in welcher Weise bei der Zelltheilung die Substanz der eingesetzten Querwand entsteht. Denn wenn auch die Constituirung der Zellplatte durch Bildung oder Zusammenwandern von Körnchen beobachtbar ist[5]), so bleibt doch schon zweifelhaft, ob diese direct verkittet werden, ob sie nur ein Bildungsmaterial sind, das, wie in so vielen Fällen, für den ferneren Umsatz angehäuft wird, oder ob sie eine andere Bedeutung haben.

Wie schon § 9 mitgetheilt wurde, bedarf es zum Zustandekommen und zum Wachsthum der Zellhaut des Zusammenwirkens von Zellkern und Cytoplasma. Ist diese Bedingung erfüllt, so kann Zellhaut sowohl im Inneren des Protoplasten, als auch an dessen Oberfläche und zwar schnell gebildet werden. Denn um die Eizelle von Fucus[6]) ist schon 10 Minuten nach dem Zutritt der Samenfäden eine Zellwand formirt, die um den plasmolysirten Protoplasten anderer Pflanzen nach 15 Minuten oder in anderen Fällen erst nach einigen

1) Ausserdem wird Zellhaut z. B. um Krystalle (Wittlin, Bot. Centralblatt 1896. Bd. 67, p. 33), sowie um gewisse Vacuolen (Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 296, 304) gebildet. Ueber Cellulinkörner siehe Pringsheim, Ber. d. Bot. Ges. 1883, p. 288.

2) Eine kritische Unters. fehlt noch. Vgl. Berthold, Protoplasmamechan. 1886, p. 154; Hofmeister, Zelle 1867, p. 147.

3) Klebs, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 411.

4) Vgl. Tollens, Handb. d. Kohlenhydrate 1888, Bd. I, p. 220.

5) Vgl. Zimmermann, Morphol. u. Physiol. d. Zellkernes 1896, p. 72.

6) Vgl. Hofmeister, Zelle 1867, p. 151.

Stunden hergestellt ist[1]). Durch die plasmolytische Abhebung von der Wandung wird also die Hautbildung wiederum in solchen Protoplasten angeregt, in welchen dieselbe unter den bisherigen Verhältnissen eingestellt worden war.

Während zur Thätigkeit und zur Bildung von Zellhaut bei den Aeroben der freie Sauerstoff unerlässlich ist, muss dieser gerade fehlen, damit die obligaten Anaeroben Zellhaut produciren. Neben diesen Thatsachen geht auch aus anderen Erwägungen hervor, dass man die Zellhaut mit Traube[2]) nicht als ein einfaches Oxydationsproduct der Kohlenhydrate ansprechen kann. Ebenso ergiebt sich aus den Beziehungen zwischen Athmung und Wachsthum (§ 105), dass ein constantes Verhältniss wischen Athmungsenergie und gebildeter Hautmasse[3]) unmöglich ist. In welchem Sinne Calcium eine Rolle in der Ausbildung gewisser Zellwandungen spielt, ist aus § 74 zu ersehen.

Die Pflanze hat aber nicht nur für Formirung und Fortbildung der Zellhaut durch Wachsthum, sondern auch zur Erreichung verschiedener Ziele und Zwecke für Modification der Eigenschaften der Wandung zu sorgen. In Erfüllung dieser Aufgabe werden Zellwandungen nicht selten in lösliche oder aufquellende Körper übergeführt und bekanntlich wird Verkorkung und Cuticularisirung zur Regulation der Transspiration und Stoffaufnahme (§ 21, 38), Verholzung zur Erreichung grösserer Festigkeit und Widerstandsfähigkeit nutzbar gemacht (Bd. II).

Derartige Veränderungen werden theilweise durch chemische Metamorphosen, durch Bindungen und Umlagerungen im Molecül oder durch einfache Imprägnirung mit fremdartigen Stoffen erreicht. Häufig wirken beide Modalitäten zusammen, um schon während des Wachsthums oder erst nachher, eine localisirte oder allgemeine Modification der Eigenschaften der Wandungen herbeizuführen, die zudem von Anfang an qualitativ verschieden ausfallen können (§ 83). Chemische Metamorphosen treten uns in sehr auffälliger Weise bei der Umwandlung von Wandsubstanz in lösliche oder quellende Stoffe entgegen. Derartige Umwandlungen werden z. B. bei der Mobilisirung der Reservestoffe, bei der Gummibildung in Astragalus, Amygdaleen, bei der Entstehung des Schleims in den Samenschalen von Lein, Quitte, Salbei u. s. w., sowie in vielen Drüsenhaaren durchgeführt. Durch solche Metamorphosen wird ferner die Bildung der Gefässe, die Copulation der Conjugaten u. s. w. erreicht und der partiellen oder totalen Lösung oder Verquellung der Mittellamelle bedient sich die Pflanze, um die Bildung von Intercellularen, das Abfallen von Früchten oder Blättern u. s. w. zu vermitteln und zu ermöglichen[4]).

In anderen Fällen ist nicht so klar zu übersehen, was auf chemische Bindung und Umsetzung und was auf einfache Imprägnirung fällt. Offenbar greifen nach dem schon Gesagten (§ 83) beide Operationen bei der Herstellung von cuticularisirten und verkorkten Wandungen und Wandschichten zusammen. Jedoch ist es u. a. schon zweifelhaft, inwieweit die wachsartigen u. s. w. Stoffe als

---

1) Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 484; Strasburger, Studien über Protoplasma 1876, p. 54.

2) Traube, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1859, p. 88.

3) Ueber solche Ansichten siehe Sachsse, Ueber chem. Vorgänge bei d. Keimung von Pisum sativum 1872, p. 40, u. Chemie d. Farbstoffe etc. 1877, p. 40.

4) Einige Liter. ist schon § 83 angeführt. Weiteres ist in Werken von de Bary, Zimmermann u. A. zu finden.

solche infiltrirt oder durch chemische Processe innerhalb der Zellwand geschaffen werden. Aehnliche Zweifel bestehen in Bezug auf das Holzgummi, obgleich ohne Frage die Verholzung mit einer chemischen Veränderung des bisherigen Cellulosemolecüls verknüpft ist (§ 83). Wahrscheinlich sind auch die Aschenbestandtheile zwar vielfach, aber doch nicht ausnahmslos mechanisch eingelagert. So entsteht z. B. in den Cystolithen das Calciumcarbonat erst nachträglich aus einer organischen Verbindung, vielleicht aus einem Calciumpectat (§ 74) und umgekehrt wird möglicher Weise öfters durch Herstellung einer solchen oder einer anderen Verbindung eine Veränderung der Zellhaut herbeigeführt.

Jedenfalls vollziehen sich Verholzung, Verkorkung, Verschleimung u. s. w., die in todten Geweben unterbleiben, in Abhängigkeit von der Thätigkeit des lebendigen Protoplasten. Durch diesen sind auch Chromogene, Gerbstoffe und andere Stoffe producirt, die nach dem Absterben des Protoplasten ihren Weg in die Zellwandung finden und durch fernere Umsetzungen und Veränderungen eine Rolle bei der Verkernung spielen, die oft schon durch die Färbung des Kernholzes bemerklich wird [1]).

Es ist auch nicht überraschend, dass der Protoplast die selbstgebildete Hülle wiederum zu lösen und zu modificiren versteht. Im allgemeinen wird zu diesem Zwecke (ebenso zur Vermittelung des Wachsens Bd. II) die Secretion von Enzymen oder von anderen Stoffen nutzbar gemacht, die durch chemische Wechselwirkungen die nöthigen Umsetzungen und Ausscheidungen in der Zellwand erzielen. Wie schon früher (§ 82) bemerkt, dürfte die Ueberführung in lösliche und wohl auch in schleimige Producte vorwiegend durch Enzyme vermittelt werden, die aber unter Umständen auch die Abspaltung von Cellulose u. s. w. herbeiführen mögen.

Naturgemäss führt die regulatorische Lenkung des Gesammtgetriebes und die specifische Reactionsfähigkeit zu verschiedenartiger Veränderung der Wandungen und der Wandschichten in normalen und abnormen Verhältnissen. Auf solche Weise wird also erreicht, dass nur bestimmte Gewebeelemente verholzen, dass der Kork normal an bestimmten Stellen entsteht und nach einer Verwundung auch an anderen Orten producirt wird, oder dass in anderen Fällen eine pathologische Gummosis eintritt, dass ferner z. B. je nach den äusseren Verhältnissen die Cuticularisirung verschieden ausfällt (§ 21, 38).

Da solche Veränderungen und ebenso das Wachsthum sehr wohl durch den Einfluss und die Vermittelung des lebendigen Protoplasten erreichbar erscheinen, kann dieserhalb die Zellwand nicht als ein für sich lebendiges und lebensthätiges Organ angesehen werden (vgl. § 7). Uebrigens ist auch nach den empirischen Erfahrungen die Annahme Wiesner's nicht zutreffend, nach welcher die Zellwand überall von lebendigem Protoplasma durchzogen ist [2]). Eine solche

---

1) Ueber Verkernung etc. vgl. Temme, Landw. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 465; Prael, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 61; G. Kraus, Grundlinien z. Physiol. d. Gerbstoffes 1889; Strasburger, Leitbahnen 1891, p. 96; Rathey, Ueber d. Auftreten v. Gummi i. d. Rebe 1896; Schellenberg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 237. — Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1889, Bd. 13, p. 66; G. Lange, ebenda 1890, Bd. 14, p. 15, 217, 283.

2) Wiesner, Elementarstructur 1896; Pfeffer, Energetik 1892, p. 252; Correns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 587. Ueber die sog. Dermatosomen vgl. § 13.

Ansicht wird natürlich nicht durch den Stickstoffgehalt einzelner Membranen und ebensowenig durch die Existenz der localisirten Plasmaverbindungen gerechtfertigt, die anderen Zwecken dienen.

§ 85. Organische Säuren.

Wir sehen hier ab von den höheren Gliedern der Fettsäurereihe (Fette § 82) und halten uns nur an die typischen Säuren, soweit diese als Ionen, d. h. frei, oder als Salze vorkommen. Auch bei solcher Einschränkung wird wohl von jeder Pflanze irgend eine in Wasser lösliche Säure producirt, unter denen sich besonders Oxalsäure, Aepfelsäure, Citronensäure, Weinsäure einer grossen Verbreitung erfreuen. Doch treten auch Ameisensäure, Essigsäure, Bernsteinsäure u. s. w. ziemlich häufig auf und werden, wie auch Buttersäure, Milchsäure u. s. w. in gewissen Gährungsprocessen reichlich oder sogar als Hauptproduct gebildet (§ 105). Vermöge der specifischen Eigenheiten der Pflanzen kommen gewisse Säuren (Fumarsäure, Aconitsäure u. s. w.) nur in bestimmten Pflanzen vor[1]) und es scheint, dass keine der verbreiteten Säuren ein nothwendiges Stoffwechselproduct aller Pflanzenarten ist. Uebrigens gehören die vorkommenden Säuren zu ganz verschiedenen Reihen, jedoch vorwiegend zu den Methanderivaten, und Säuren, die mehr als dreibasisch sind, scheinen im Organismus nicht producirt zu werden.

Im Inneren der Pflanze finden sich vielfach neutrale Salze, aber auch saure Salze und freie Säuren, die z. B. in der Citrone 6—7 Proc. (Citronensäure), in Crassulaceen (Aepfelsäure) bis 2 Proc. des Frischgewichts ausmachen[2]). Ferner erreicht z. B. der Gehalt an freier Säure in der Culturflüssigkeit durch die Stoffwechselthätigkeit von Citromyces 8 Proc. Citronensäure[3]), durch die Thätigkeit von Bacterium aceti 14 Proc. Essigsäure (§ 103). Während also gewisse Organismen, z. B. verschiedene Schimmelpilze, viel freie Säure vertragen, sind andere, unter diesen die meisten Bacterien, dazu nicht befähigt. So stellen die meisten Milchsäure- und Buttersäurebacterien ihre Thätigkeit ein, wenn der Säuregehalt auf 0,5 Proc. gestiegen ist (§ 103), und es bedarf desshalb einer dauernden Neutralisation der Säure, um eine länger andauernde Gährung zu erzielen. Natürlich setzt eine zu weitgehende Ansammlung von Salzen der Lebensthätigkeit ebenfalls eine Grenze (§ 73). Doch geht in manchen Crassulaceen die Anhäufung von löslichen äpfelsauren Salzen so weit, dass diese die Hälfte der Trockensubstanz ausmachen[4]), während es andererseits Pflanzen giebt,

---

1) Vgl. Husemann, Pflanzenstoffe 1882, u. Ebermayer, Physiol. Chemie 1882. Ueber Verbreitung von Ameisensäure u. Essigsäure siehe Bergmann, Botan. Zeitung 1882, p. 784.

2) Ebermayer, l. c., p. 273; Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 373.

3) Wehmer, Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze 1893, I, p. 77. — Ueber Pilze, die in sehr sauren Lösungen gedeihen, siehe ferner Wehmer, l. c. 1891, p. 296, u. Beiträge z. Kenntniss einheim. Pilze 1895, II, p. 143.

4) G. Kraus, Stoffwechsel bei d. Crassulaceen 1886, p. 6. (Abhandlg. d. Naturf.-Gesellsch. zu Halle Bd. 16.)

in welchen die Summe der organischen Säuren 1 Proc. des Trockengewichts nicht überschreitet.

Zumeist befinden sich die Säuren und ihre Salze in der turgescenten Pflanze in Lösung, abgesehen von derjenigen Oxalsäure, die als Calciumoxalat ausgeschieden ist[1]). Krystalle dieses Oxalates kommen zwar nicht in allen Pflanzen vor, sind aber sehr verbreitet und sammeln sich in manchen Pflanzen derart an, dass das Calciumoxalat 50 Proc., in einigen Cacteen sogar 80 Proc. der Trockensubstanz ausmacht[2]). Wie reichlich unter Umständen organische Säuren producirt werden, lehren ferner die Gährungsvorgänge, in denen zuweilen mehr als die Hälfte der dargebotenen Nahrung zu organischen Säuren verarbeitet wird[3]), deren Menge mit der Zeit das Körpergewicht der Pflanze übertrifft.

Die organischen Säuren werden so gut wie die Kohlenhydrate in verschiedenen Processen erzeugt und zu verschiedenen Zwecken nutzbar gemacht. So entstehen in Gährungsprocessen Milchsäure, Essigsäure u. s. w. als Endproducte des Stoffwechsels, die zur Erhaltung der Lebensthätigkeit secernirt und beseitigt werden müssen (§ 77). Das ist aber nicht bei anderen Pflanzen (auch nicht bei Aspergillus, Citromyces etc.) nothwendig, bei denen die Säure nicht continuirlich, sondern nur bis zu einem gewissen Grenzwerth, und als ein Ziel des Stoffwechsels producirt wird. Unter diesen Umständen dienen dann die Säuren theilweise als plastisches Material, theilweise als Turgorstoffe, theilweise zu Lösungs- oder Neutralisationszwecken, zur Wirkung in Verband mit Enzymen (§ 65) u. s. w. Ausserdem vermögen Pflanzen durch starke Säureproduction andere Organismen zu verdrängen oder zu tödten (§ 92), und die sauren Säfte oder die stechenden Nadeln von Calciumoxalat gewähren einen gewissen Schutz gegen Thierfrass[4]).

Dass organische Säuren als Nährmaterial verwendbar sind, geht aus den Ernährungsversuchen mit Pilzen hervor (§ 66), welche z. Th. die selbsterzeugte Säure wiederum consumiren. Dasselbe geschieht bei den Crassulaceen mit der Säure (Aepfelsäure), die als Reservematerial angehäuft wird[5]). Als Rerservestoffe functioniren freilich organische Säuren nur in einzelnen Fällen, obgleich, wie aus dem Folgenden zu ersehen ist, höhere Pflanzen vielfach befähigt sein dürften, Aepfelsäure, Citronensäure u. s. w., auch die freie Oxalsäure in den Stoffwechsel zu reissen. Selbst das Calciumoxalat, das gewöhnlich intact liegen bleibt, fällt in manchen Fällen der Lösung und der Verarbeitung anheim. Da aber das Verschwinden aus Rhizomen, Rinden u. s. w. nach G. Kraus[6]) nur

1) Nur ausnahmsweise finden sich Krystalle von Magnesiumoxalat, Calciumtartarat und Calciumcitrat. Vgl. Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 61, 65; Wehmer, Bericht d. Botan. Ges. 1893, p. 338.

2) Lit. Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze 1889, p. 85; Zopf, Pilze 1890, p. 193; Schimper, Bot. Ztg. 1888, p. 80, u. Flora 1890, p. 237; Wehmer, Botan. Ztg. 1891, p. 149, u. Versuchsstat. 1892, Bd. 40, p. 113; Errera, Bullet. d. l'Akad. royal. d. Belgique 1893, III. sér., Bd. 26, Nr. 7; G. Kraus, Flora 1897, p. 54.

3) In Bezug auf Schimmelpilze vgl. Wehmer, Botan. Zeitg. 1891, p. 342, 534, für Oxalsäure u. 1893, l. c., p. 41 für Citronensäure. Ueber Gährungen vgl. § 103.

4) Stahl, Pflanzen u. Schnecken 1888, p. 40, 84.

5) G. Kraus, l. c. 1886, p. 15.

6) G. Kraus, Flora 1896, p. 54. Vgl. ausserdem Kohl, l. c., p. 48. Ueber Löslichkeit von Calciumoxalat siehe auch Wehmer, Versuchsstat. 1892, Bd. 40, p. 436.

bei Mangel von Calcium eintritt, so scheint es bei der Mobilisirung dieser Verbindung wesentlich auf das Calcium abgesehen zu sein. Bei dem geringen Energieinhalt der Oxalsäure dürfte deren Verarbeitung im allgemeinen nicht allzu viel Nutzen gewähren und nach den Erfahrungen mit Pilzen wird die Erntemasse nicht merklich beeinflusst, gleichviel ob Oxalsäure reichlich oder nur in minimaler Menge als Endproduct des Stoffwechsels gebildet wird[1]).

Schon in § 24 ist der reichlichen Verwendung der Salze organischer Säuren für die Erzielung des Turgors gedacht und wir werden noch hören, dass dieselben für diesen Zweck in regulatorischer Weise erzeugt werden. Indess ist in diesen und anderen Betrachtungen nicht zu vergessen, dass häufig derselbe Stoff im Organismus für verschiedene Zwecke Verwendung findet.

§ 86. Organische Säuren. Fortsetzung.

Vermuthlich werden organische Säuren auch synthetisch, vorwiegend aber wohl im abbauenden Stoffwechsel erzeugt. Jedenfalls entstehen Säuren ebensowohl bei anaerober Thätigkeit (Gährung, intramoleculare Athmung), als auch bei aerobem Leben. Wenn sie in letzterem Falle voraussichtlich vielfach direct im Athmungsprocess ihren Ursprung nehmen, so wird doch ihre Production regulatorisch gelenkt und nicht etwa dadurch verursacht, dass der Pflanze nur eine unvollkommene Verbrennung ermöglicht ist. Denn auch bei grossem Ueberschuss von Sauerstoff geht die Athmung (§ 100) und mit ihr die Säureproduction in Pilzen[2]) und in höheren Pflanzen (§ 56) in derselben Weise von statten. Eben weil es sich um eine regulatorische Lenkung handelt, kann es nicht überraschen, dass die Säure nicht unter allen Umständen gebildet wird. Es liegt auch nur ein Specialfall der regulatorischen Deckung vor, wenn mit der Abnahme der bisherigen Nahrung (Zucker u. s. w.) Citromyces nunmehr die producirte Citronensäure[3]), überhaupt eine Pflanze die eigenen Stoffwechselproducte aufzehrt (§ 93).

Durch Aspergillus, Penicillium, Citromyces u. s. w. wird die Culturflüssigkeit specifisch verschieden, jedoch nur bis zu einem Grenzwerth angesäuert, welcher die eigene Lebensthätigkeit nicht behindert. Dasselbe gilt für den Zellsaft der höheren Pflanzen, wie in anschaulicher Weise die begrenzte Ansäuerung der verdunkelten Crassulaceen lehrt. Ebenso wird die Production der an Basen gebundenen organischen Säuren selbstregulatorisch gelenkt. Denn wo hauptsächlich durch diese, wie in vielen Fällen, der Turgor erzeugt wird, der sich während und nach dem Wachsen constant erhält, muss mit der Volumzunahme der Zelle und der dadurch erzielten Verdünnung des Zellsaftes die Säurebildung in entsprechendem Maasse beschleunigt werden[4]).

Bei solcher Regulation muss die Bildung der Säure continuirlich und die

1) Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 553; Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 197.
2) Wehmer, l. c. 1891, p. 537; 1893, p. 50.
3) Wehmer, l. c., 1893, p. 53, 77.
4) Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistung 1893, p. 128. Vgl. § 24.

Production erheblich gesteigert werden, wenn die Erreichung des Grenzwerthes dauernd verhindert ist. Diese Voraussetzung wird in der That in sehr eleganter Weise durch die Studien Wehmer's (l. c. 1891) über die Oxalsäurebildung von Aspergillus niger, Penicillium glaucum u. s. w. bestätigt. Diese Pilze bilden nämlich auf einer Zuckerlösung eine geringe Menge, d. h. nur so lange Oxalsäure, bis durch diese die Culturflüssigkeit eine mässige Ansäuerung erfahren hat. Wird aber die entstehende Säure immer wieder durch Basen (Calciumcarbonat, Dinatriumphosphat u. s. w.) gebunden, so erzeugt der Pilz mit der Zeit eine Oxalsäuremenge, die das Mehrfache des eigenen Körpergewichts erreicht.

In analoger Weise verhält sich auch Citromyces (Wehmer, l. c. 1893), der, wie erwähnt, erst nach stärkerer Ansäuerung die fernere Bildung von Citronensäure einstellt. Ein entsprechendes Resultat würde aber ebenso gewiss mit höheren Pflanzen erhalten werden, wenn man die freie Säure (resp. die Salze) dauernd den Zellen entziehen könnte. Denn die oben mitgetheilten Thatsachen beweisen direct, dass bei submaximalem Gehalt die Production der freien Säure (resp. der Salze) erst mit Erreichung des jeweiligen Gleichgewichtszustandes stille steht. Dieser Gleichgewichtszustand erfährt aber je nach den obwaltenden Verhältnissen eine Verschiebung. So wird z. B. durch eine Erhöhung der Temperatur auf 34° C der Grenzwerth der von Aspergillus niger erzeugten freien Oxalsäure sehr stark deprimirt[1]) und in Crassulaceen u. s. w. ruft nicht nur die Temperaturerhöhung, sondern auch die Beleuchtung eine Erniedrigung des Säuregehaltes hervor (§ 56). Uebrigens wird z. B. auch bei der Accommodation an concentrirtere Lösung (§ 24, 73) und mehrfach bei dem Arbeiten gegen Widerstände[2]) der Turgor, also soweit dieser durch die Salze einer organischen Säure erzeugt wird, die Production dieser Säure vermehrt.

Falls nun, wie es scheint, die turgorerzeugenden Salze der organischen Säuren nach ihrer Entstehung in höheren Pflanzen nicht wieder verarbeitet werden, muss die Production, die durch den Mangel hervorgerufen wird, mit Erreichung des Gleichgewichts immer wieder zum Stillstand kommen. Möglich, dass gleiches auch in Bezug auf die freien Säuren gilt, bei denen indess der Gleichgewichtszustand einfach die Resultante aus Production und Zerstörung sein könnte[3]). Wenigstens lassen die bisher untersuchten Fälle diese Erklärung zu, da Pilze (Aspergillus, Citromyces u. s. w.) und Crassulaceen nachweislich zur Verarbeitung der selbsterzeugten freien Säure befähigt sind. Wie dem auch sei, jedenfalls handelt es sich nur um Specialfälle der überall waltenden regulatorischen Thätigkeit (§ 93). Uebrigens liefern die fleischverdauenden Pflanzen (§ 65) Beispiele dafür, dass erst durch einen chemischen Reiz die Secretion und damit naturgemäss eine vermehrte Neubildung der Säure veranlasst wird.

Eine selbststeuernde Production ist ferner unerlässlich, um einerseits bei vermehrter Production von basischen Gruppen diese zu beschlagnahmen und andererseits eine schädigende Anhäufung dann zu vermeiden, wenn neutralisirende Gruppen in subnormaler Menge gebildet werden. In der That müsste Peni-

1) Wehmer, Bericht d. Bot. Ges. 1891, p. 165.
2) Pfeffer, l. c., p. 296, 428.
3) Vgl. Pfeffer, Sitzungsb. der Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1891, p. 26. — Ueber Abnahme d. Säuren beim Reifen d. Früchte vgl. § 109.

cillium u. s. w. bei alleiniger Ernährung mit Pepton durch die nunmehr übermässige Abspaltung von Ammoniak (§ 80) zu Grunde gehen, wenn nicht durch die gleichzeitig vermehrte Production von Säure (Oxalsäure) für die Sättigung der Base gesorgt würde. Ohne Frage ist ebenso im Stoffwechsel der höheren Pflanzen nicht immer die gleiche Menge von Basen zu sättigen, sei es, dass diese im Stoffwechsel disponibel werden oder dass durch partielle Austreibung die Ausnutzung der Säure in Sulfaten, Nitraten u. s. w. ermöglicht wird. Denn auch unter diesen Umständen bedarf es einer regulatorischen Nachbildung der Säure, um eine totale Zersetzung der Nitrate u. s. w. durchzuführen. Ohne Frage wird solche Massenwirkung öfters benutzt[1]), und auf einen speciellen Fall hatten wir Gelegenheit bei der Besprechung der Eiweisssynthese hinzuweisen (§ 67).

Oxalsäure. Offenbar können sich die Säuren in gewissen Grenzen gegenseitig vertreten. Doch müssen natürlich stets die speciellen Eigenheiten und so für die Oxalsäure z. B. die hohe Avidität, die specifische Giftigkeit, die geringe Verbrennungswärme, die Unlöslichkeit des Kalksalzes beachtet werden. Die unmittelbare Wahrnehmung der Oxalatkrystalle hat übrigens veranlasst, dass sich die Aufmerksamkeit vorwiegend und oft einseitig auf die Oxalsäure concentrirte.

In ähnlicher Weise wie bei den Pilzen wird die Production der Oxalsäure voraussichtlich auch bei den Phanerogamen geregelt, bei denen es die Gleichmässigkeit der Bedingungen mit sich bringt, dass dieselbe Art der Regel nach in ähnlicher Weise, jedoch vornehmlich in gewissen Entwickelungsphasen Calciumoxalat erzeugt. Indess deuten verschiedene beiläufige Erfahrungen darauf hin, dass die Production von Calciumoxalat modificirbar ist. Uebrigens lassen alle bisherigen Erfahrungen an niederen und höheren Organismen auch die Annahme zu, dass die Oxalsäure ein unvermeidliches Nebenproduct des Stoffwechsels ist, das je nach Umständen weiter zersetzt oder durch Bindung conservirt wird. Eine Zersetzung der freien Säure scheint auch in den höheren Pflanzen stattzufinden (§ 56) und bei genügend ausgiebiger Zerstörung wird eine Beseitigung der freien Oxalsäure durch Bindung entbehrlich. Diese und ähnliche Fragen dürften sich empirisch entscheiden lassen und wenn es experimentell gelingen sollte, die Bildung der Oxalsäure zu reduciren und die Ausscheidung von Calciumoxalat zu eliminiren, so würde damit auch für höhere Pflanzen die regulatorische Production erwiesen und zugleich gezeigt sein, dass die Hauptrolle des Calciums nicht in der Bindung der Oxalsäure besteht (§ 74).

Andererseits wird im allgemeinen die Oxalsäure, die kaum einen guten Reservestoff abgiebt (§ 85), nicht speciell auf Ansammeln von Calcium berechnet sein. Zudem bleibt das Calciumoxalat zumeist intact und geht mit Abfall der Blätter u. s. w. für die Pflanze verloren. Wenn man bedenkt, dass die Bildung von Calciumoxalat in manchen Pflanzen nahezu vermieden ist, so wird man die Frage aufwerfen müssen, ob die in anderen Fällen so gewaltige Ansammlung von Calciumoxalat nur die unvermeidliche Folge der besonderen Stoffwechselthätigkeit ist oder ob diese Ansammlung für bestimmte Zwecke aufgeführt wird. Ausserdem sind noch verschiedene Specialfragen zu beant-

---

1) Vgl. § 22, 93. Bereits C. Sprengel (Die Lehre vom Dünger 1839, p. 62) sprach die Säuren als ein Mittel an, um die Säuren der aufgenommenen Sulfate und Nitrate in der Pflanze nutzbar zu machen.

worten. So ist noch zu entscheiden, wie es kommt, dass in einzelnen Pflanzen sich trotz der Zufuhr von Kalksalzen lösliche Oxalate reichlich finden, warum ferner Calciumoxalat oft gerade in bestimmten Zellen und Zellenzügen ausgeschieden wird, die häufig nicht die Bildungsstätten der Oxalsäure sind. Ferner dürfte wohl die Form der Krystalle zu Rückschlüssen über die in der Zelle während der Bildungszeit herrschenden Bedingungen benutzt werden können. Wenigstens lassen sich auch ausserhalb des Organismus je nach den Versuchsbedingungen Krystalle mit 2 oder 6 Aequivalent Wasser und von verschiedener Form erhalten[1]).

Anatomische Thatsachen und einzelne Speculationen über die Rolle der Oxalsäure und ihres Kalksalzes sind in den schon citirten Schriften von Zopf, Schimper, Wehmer u. A. zu finden.

Saure und alkalische Reaction. Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich, dass die Pflanzen durch ihre Stoffwechselthätigkeit in ihrem Inneren und in ihrer Umgebung ebensowohl saure, als alkalische Reaction herstellen. Sehr schön demonstriren die Pilze u. s. w., dass je nach der Nahrung (Pepton, resp. Zucker u. s. w.) eine alkalische oder eine saure Flüssigkeit erzielt wird[2]). In der lebendigen Zelle wird die Reaction des Zellsaftes durch die in der Vacuolenflüssigkeit gelösten Farbstoffe oder auch durch künstliche Einführung[3]) von unschädlichen Indicatoren angezeigt. So wird durch die rothe Färbung der Rosenblüthe, der rothen Rübe u. s. w. eine saure, durch die blaue Färbung der Glockenblume, der Heidelbeere u. s. w. eine neutrale oder schwach alkalische Beschaffenheit des Zellsaftes verrathen. Durch verdünnte Säuren, resp. Alkalien lässt sich eine Umkehrung der Reaction ohne Schädigung des Lebens herbeiführen, doch kehrt nach dem Auswaschen mit Wasser die normale Reaction zurück[4]). Diese kann sich indess selbstthätig verschieben, wie z. B. unmittelbar die zunächst rothen und sich weiterhin bläuenden Blüthen von Pulmonaria u. s. w. anzeigen. Bei Ueberwiegen der Masse der Vacuolenflüssigkeit lässt sich die Reaction dieser annähernd nach dem ausgepressten Saft beurtheilen, der bei höheren Pflanzen zumeist etwas, nicht selten aber erheblich sauer ist (§ 85).

Natürliche Indicatoren[5]) fehlen leider in dem Protoplasma, für das in gewissen Pflanzen durch künstlich eingeführte Farbstoffe (Methylorange) eine schwach alkalische Reaction ermittelt wurde, die indess durch schwache organische Säuren ohne Schädigung des Lebens in eine schwach saure Reaction verwandelt werden kann (Pfeffer, l. c.). Da ausserdem durch Lackmus u. s. w. die todten plasmareichen Gewebe[6]), die Plasmodien der Myxomyceten[7]) viel-

1) Lit. u. Versuche bei Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure 1889, p. 21.

2) Beispiele bei Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 295; Nägeli, Botan. Mittheilg. 1881, Bd. 3, p. 283; Zöller, Bot. Jahresb. 1874, p. 213; Stutzer, ebenda p. 117; Pitruschky. Centralbl. für Bacter. 1890, Bd. 6, p. 659; 1891, Bd. 7, p. 49; Beyerinck, ebenda 1891. Bd. 9, p. 781; Timpe, ebenda 1893, Bd. 14, p. 845 u. s. w.

3) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 293; Čelakovský, Flora 1892, Ergzgsbd. p. 233.

4) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 140.

5) Wegen der Abgrenzung durch Plasmahaut ist aus d. Vorkommen von Calciumcarbonat im Protoplasma kein sicherer Schluss zu ziehen.

6) Sachs, Botan. Ztg. 1862, p. 257. Weitere Lit. u. einige Versuche bei Frank Schwarz, Beiträge z. Biolog. v. Cohn 1892, Bd. 5, p. 12; A. Meyer, Botan. Zeitung 1890, p. 232.

7) Krukenberg, Unters. a. dem physiol. Institut zu Heidelberg Bd. II, p. 282; Reinke, Studien über Protoplasma 1881, p. 8.

fach eine alkalische Reaction erkennen lassen, so dürfte diese normaler Weise vielen Protoplasmamassen eigenthümlich sein. Jedoch werden, so gut wie im Zellsaft, auch im Protoplasma Differenzen bestehen. So ist es wahrscheinlich, dass während des Wachsens in stark saueren Lösungen das Protoplasma von Pilzen dauernd sauer reagirt und eine solche saure Reaction kann um so weniger auffallen, als viele Eiweisskörper, unter diesen die Nucleine, sauere Proteinstoffverbindungen sind[1]). Das Gedeihen bei Gegenwart einer grossen Menge von organischer Säure beweist zugleich, dass durch diese nicht in allen Pflanzen der Protoplast leicht geschädigt wird.

Vermuthlich wird die alkalische Reaction des Protoplasmas wesentlich durch Verbindungen der Proteinstoffe mit Alkalien und Phosphaten verursacht[2]). Jedenfalls handelt es sich im Protoplasma und im Zellsaft um nicht exosmirende Körper, wenn, wie es üblich ist, die Reaction durch Behandeln mit viel Wasser nicht modificirt wird. Da aber im allgemeinen die freien Säuren leicht diosmiren (§ 16), so wird z. B. im näheren zu entscheiden sein, ob in einem gegebenen Falle die specifische Eigenheit des Protoplasten der bestimmten Säure den Ein- oder Austritt verwehrt, oder ob die Exosmose durch die Herstellung sauerer Salze vermieden ist (§ 16, 22). Ebenso kann nur von Fall zu Fall ermittelt werden, inwieweit Production, Consum, Bindung durch Basen u. s. w. bei der Herstellung und Veränderung der Reaction betheiligt sind. Aus früher Gesagtem (§ 16, 21, 23) ist auch zu ersehen, dass durch Entziehung eines Körpers eine alkalische oder sauere Reaction der Umgebung oder des Zellsaftes erzielbar ist, dass ferner sogar eine starke Säure ebenso wohl nach dem Princip der Massenwirkung mit Hilfe einer schwachen Säure, als auch durch wechselseitige Umsetzungen in Freiheit gesetzt werden kann[3]). Mit Ausnutzung der osmotischen Befähigungen vermag überhaupt die Pflanze vielerlei zu bewirken; und es ist wohl möglich, dass ein alkalisch reagirender Protoplast allmählich eine erhebliche Menge einer freien Säure secernirt. Aber nicht nur durch directe Lösungen und Umsetzungen, sondern auch noch anderweitig ist die Reaction des Protoplasmas oder des Zellsaftes von Bedeutung. So kommen z. B. gewisse Enzyme (Pepsin) nur in Verbindung mit Säure zur Wirkung und in dem saueren Zellsaft können z. B. Magnesium und Phosphorsäure, überhaupt Stoffe gelöst sein, die sich mit Herstellung einer alkalischen Reaction ausscheiden.

§ 87. Glycoside, Gerbstoffe und andere Phenole.

Wahrscheinlich producirt jede Pflanze irgend eines der zahlreichen Benzolderivate, von denen viele vereinzelt, andere wie Gerbstoffe, Phloroglucin[4]) in

1) Neumeister, Physiol. Chem. Bd. I, p. 34.

2) Vgl. Pfeffer 1886, l. c.; Fr. Schwarz, l. c., p. 82. — Ueber Exhalation von Ammoniak etc. vgl. § 68.

3) Vgl. § 28. Die Production erheblicher Mengen von freier Salzsäure ist bis dahin für Thiere, nicht aber für Pflanzen nachgewiesen. Bunge, Physiol. Cemie III. Aufl., p. 143. — Ueber die Empfindlichkeit vieler Protoplaste gegen Säuren vgl. z. B. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 135.

4) Waage, Bericht der Bot. Ges. 1890, p. 250. Ueber künstliche Darstellung von Glycosiden d. Phloroglucins vgl. Councler, Bericht der chem. Ges. 1895, p. 24. —

zahlreichen Pflanzenarten vorkommen. Häufig werden diese Körper in bestimmten Verbindungen gefunden, zu denen auch die Glycoside zählen und wahrscheinlich sind in der lebenden Pflanze zahlreiche leicht zersetzbare Vereinigungen vorhanden, die mit dem Tode der Zelle leicht zerfallen und desshalb bisher nicht dargestellt wurden. In analoger Weise wie die Polysaccharide, die ebenfalls zu den glycosidähnlichen Verbindungen[1]) zählen, dienen vielleicht die esterartigen Verbindungen der Kohlenhydrate mit Phenolkörpern zur Herstellung von schwer diosmirenden Verbindungen, bei deren Zerspaltung im allgemeinen der Phenolkörper in der Zelle intact verbleibt, um fernerhin wieder zur Bindung von Zucker benutzt zu werden[2]). Freilich ist das zunächst nur eine Vermuthung, die mit dem scheinbar aplastischem Verhalten gewisser und der totalen Verarbeitung anderer Glycoside wohl vereinbar ist, für die ein maassgebender Beweis aber nicht der Thatsache zu entnehmen ist, dass wohl alle Glycoside durch Pilze gespalten werden (nach eigenen Erfahrungen z. B. Arbutin, Salicin, Phloridzin, Quercitrin, Glycyrrhizin, Amygdalin).

Von den Pilzen werden zwar viele aromatische Körper verarbeitet, jedoch sind die meisten (ausgenommen z. B. Chinasäure) nur mässige Nährstoffe[3]) (so z. B. Gerbstoffe, Resorcin, Hydrochinon, Phloroglucin), die häufig schon bei geringer Concentration schädlich und hemmend wirken. Eine solche Hemmung wird desshalb nicht selten bei Ernährungsversuchen mit Glycosiden durch Abspaltung der aromatischen Gruppe (z. B. durch Hydrochinon aus Arbutin) hervorgerufen, die vielfach wenig oder gar nicht angegriffen wird, so lange Zucker in genügender Menge zur Verfügung steht. In der That scheinen die aromatischen Körper im allgemeinen nicht zu Nähr- und Reservezwecken erzeugt zu werden, und es ist noch fraglich, ob in diesem Sinne normaler Weise Gerbstoffe functioniren. Dabei können diese aber bis zu 6 Proc. des Frischgewichts ausmachen[4]) und auch gewisse andere Benzolderivate (auch Glycoside) werden in bestimmten Pflanzen in erheblicher Menge producirt. Da aber Gerbstoffe, Phloroglucin und wahrscheinlich alle sich anhäufenden aromatischen Körper in der Vacuolenflüssigkeit gelöst und separirt sind, so ist hierdurch eine Schädigung des Protoplasten vermieden[5]).

Wie in der angedeuteten Rolle muss eine Verarbeitung auch vermieden sein,

---

Ueber den mikrochemisch. Nachweis dieser und anderer Körper vgl. Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 82, 89, 110.

1) Vgl. E. Fischer, Die Chemie d. Kohlenhydrate, Rede, Berlin 1894; Bericht d chem. Ges. 1894, p. 24, 78; Tollens, Handb. der Kohlenhydrate II, 1895, p. 84. — Aus den Pflanzen sind hauptsächlich Glycoside mit aromatischen Körpern dargestellt. Vgl Handwörterb. d. Chemie 1887, Bd. 4, p. 425.

2) Vgl. § 22. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Instit. z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 309; Möller, Bericht d. Bot. Ges. 1886, Generalvers. p. LXX; Mielke, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 281. — Jedenfalls gehen aber nicht, wie Rochleder (Phytochem. 1854, p. 328) vermuthet, alle Kohlenhydrate durch Abspaltung aus Glycosiden hervor.

3) Vgl. die § 70 citirten Arbeiten von Nägeli, Reinke etc. — Aus Tannin, d. Anhydrit d. Gallussäure, wird durch Pilze Gallussäure abgespalten (Müntz, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 956), jedoch scheint diese Zerspaltung innerhalb der Pflanze nicht einzutreten, da Gallussäure gewöhnlich fehlt.

4) G. Kraus, Grundlinien z. Physiol. d. Gerbstoffes 1889, p. 22.

5) Vgl. § 16, 22. Ueber Vorkommen des Gerbstoffes J. af Klercker, Studien über d. Gerbstoffvacuolen, Stockholm 1888.

wenn die Benzolderivate durch Geschmack, Giftigkeit u. s. w. als Schutzmittel gegen Thiere dienen sollen. In der That dürften Gerbstoffe, Bitterstoffe, Glycoside vielfach gerade für ökologische Zwecke gebildet werden[1]), denen ebenso die Farbstoffe (§ 88) dienen, die zumeist den aromatischen Körpern angehören. Ausserdem erfahren viele dieser Körper mit dem Tode der Zelle Veränderungen[2]), die zum Theil Bedeutung für die Pflanze haben. Denn solche Veränderungen und Umsetzungen sind u. a. mit der Verkernung verknüpft (§ 84), bei der die Gerbstoffe eine hervorragende Rolle spielen. Ebenso mag die Vereinigung dieser u. a. Stoffe mit den plasmatischen Resten etc. eine Fäulniss der Proteinstoffe etc. in den abgestorbenen Geweben im Inneren der Pflanze erschweren.

Sicherlich werden aber Gerbstoffe, Glycoside u. s. w. nicht als Nebenproducte, sondern für bestimmte Ziele und Zwecke formirt. Jedoch ist es mit den angedeuteten Rollen wohl verträglich, dass diese Stoffe nicht unter allen Umständen in einer Pflanze entstehen. In der That ist in der süssen Mandel die Production von Amygdalin eingestellt. Ferner wurde das Unterbleiben der Bildung von Gerbstoff von Loew und Bokorny[3]) in einer Spirogyra, von Ashoff[4]) in Phaseolus multiflorus (bei Cultur in chlorfreier Lösung) beobachtet. Weiter ergiebt sich aus meinen[5]) Versuchen, dass bestimmte Pflanzen nicht benachtheiligt sind, wenn aller Gerbstoff in der lebendigen Zelle durch Methylenblau ausgefällt ist. Aus diesen Versuchen geht zugleich hervor, dass der Gerbstoff zuweilen (Wurzeln von Trianea u. s. w.) nur in gewissen Lebensphasen formirt und dass seine Production durch völlige Ausfällung nicht wieder angeregt wird. Das ist aber sicher nicht überall der Fall, denn die Bildung von Wundgewebe oder von Gallen ist bekanntlich in vielen Fällen mit einer sehr ansehnlichen Production von Gerbstoff verknüpft. Diese, sowie andere Benzolderivate werden vermuthlich theilweise synthetisch, theilweise durch Abspaltung erzeugt[6]). Falls nicht schon in der Nahrung aromatische Gruppen zur Verfügung stehen, müssen solche im Stoffwechsel auch mit der Formirung von Eiweisskörpern geschaffen werden, deren Bildung natürlich nicht von der Präexistenz der Benzolderivate abhängig ist.

Nicht nur die Analogie mit Pilzen, sondern auch das Unterbleiben einer Anhäufung von aromatischen Körpern bei ausgedehnter Eiweisszersetzung, sowie anderweitige Erfahrungen lassen keinen Zweifel, dass die Benzolderivate unter Umständen auch in höheren Pflanzen verarbeitet werden. Ferner ist für verschiedene Glycoside wenigstens die Zerspaltung nachgewiesen und aus dem Vorhandensein von geeigneten Enzymen darf man schliessen, dass es auf eine solche Zerspaltung während des Lebens oder doch nach dem Absterben abgesehen ist.

---

1) Stahl, Pflanzen u. Schnecken 1888, p. 82 etc.; Büsgen, Beobacht. über die Verhalten d. Gerbstoffe i. d. Pflanzen 1889 (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24); Dryer, Bot. Centralbl. 1893, p. 53, 83; Ludwig, Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 208.

2) Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 49.

3) Loew u. Bokorny, Biolog. Centralbl. 1891, Bd. 11, p. 8.

4) Ashoff, Landw. Jahrb. 1890, Bd. 19, p. 127.

5) Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 197; Büsgen, l. c., p. 8.

6) Die bisherige Discussion, ob Kohlenhydrate od. Eiweissstoffe das Material für die Gerbstoffe etc. liefern, hat keine Bedeutung. Vgl. z. B. G. Kraus, l. c. 1889, p. 45; Mielke, l. c. 1894, p. 281.

Bei höheren Pflanzen scheinen die Glycoside und die Enzyme der Regel nach in verschiedenen Geweben untergebracht zu sein, jedoch ist bei einzelligen Organismen, in welchen derartige Körper sicherlich ebenfalls vorkommen, eine räumliche Trennung innerhalb derselben Zelle nothwendig und möglich (§ 7). Natürlich sind nicht alle postmortalen Umsetzungen und Veränderungen an die Existenz von Enzymen gekettet.

Gerbstoffe. Mit dieser der Technik entnommenen Bezeichnung ist weder in chemischer, noch in physiologischer Hinsicht eine klare Begriffsbestimmung verknüpft. Denn die üblichen mikrochemischen Reactionen mit Eisensalzen und mit Kaliumbichromat kommen mit verschiedenartigen Phenolen und Phenolverbindungen zu Stande, während sie anderen Phenolen, wie Phloroglucin u. s. w. abgehen[1]), die eine analoge physiologische Bedeutung haben. Diese kann aber nicht wohl dieselbe für die verschiedenartigen Körper (Phenole, Glycoside, Verbindungen der Phenole unter sich und mit anderen Gruppen) sein, die nach ihrem mikrochemischen Verhalten als Gerbstoffe bezeichnet werden. Beachtet man ferner, dass gar oft derselbe Körper verschiedenen Functionen dient, so ist vorauszusagen, dass eine Eintheilung in plastische, aplastische, pathologische u. s. w. Gerbstoffe[2]) keinen besonderen Werth haben.

Da aber trotz sehr zahlreicher Studien die Rolle der Gerbstoffe noch wenig aufgeklärt ist, so muss ich mich hier, unter Verweisung auf zusammenfassende Arbeiten aus neuerer Zeit[3]), auf einige Bemerkungen beschränken. Im grossen und ganzen pflegen sich die verschiedenen Gerbstoffe aplastisch zu verhalten und einige ältere Angaben von Wigand, Schell und anderen Autoren über eine ausgedehnte Verarbeitung sind durch neuere Untersuchungen nicht bestätigt oder zweifelhaft geworden. Doch wandern öfters die Gerbstoffe von ihrem Entstehungsorte hinweg, pflegen aber endlich an dem Orte der Aufspeicherung bis zum Absterben oder Abfallen der Organe zu verharren. Eine solche Wanderung vollführen auch die Gerbstoffe, welche in den grünen Blättern mit der Verarbeitung der photosynthetischen Assimilate, also nicht als nähere Producte der Kohlensäureassimilation ihren Ursprung nehmen. Wenigstens führen zu diesem Schlusse die Studien von G. Kraus und von Büsgen, die in einigen anderen Fragen nicht völlig übereinstimmen.

Amygdalin. Ob dieses Glycosid, das in Amygdaleen und einigen anderen Pflanzen vorkommt, in dem Stoffwechsel der lebendigen Pflanze ausgedehnt verarbeitet wird, ist nicht bekannt[4]). Uebrigens scheint die Blausäure in Pangium edule (§ 68, 70) ohne Vermittelung des Amygdalins zu entstehen und vielleicht gilt dasselbe für die Cyanwasserstoffsäure, die in den lebenden Wurzeln von Manihot utilissima fertig gebildet sein soll[5]). Im allgemeinen

---

1) Waage, Bericht d. Bot. Ges. 1890, p. 290; Nickel, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45. p. 394; Reinitzer, Lotos 1891, Bd. 11 (Separatabz.); Mielke, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 280.

2) Vgl. z. B. Hansen, Pflanzenphysiol. 1890, p. 119; Wagner, Journal. f. prakt. Chem. 1866, Bd. 99, p. 294.

3) G. Kraus, Grundlinien z. Physiol. d. Gerbstoffs 1889; Büsgen, Verhalten d. Gerbstoffes i. d. Pflanzen 1889 (Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. 24); Mielke, l. c.; Küstenmacher, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 118.

4) Bestimmtes ist auch nicht zu entnehmen aus den Beobachtungen v. Jorissen. Bot. Centralbl. 1884, Bd. 20, p. 258; Portes. Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 1101; Wicke, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 79, p. 79; 1852, Bd. 81, p. 241.

5) Flückiger, Pharmakognosie 1883, II. Aufl., p. 954; Rochleder, Phytochemie 1854, p. 54.

scheint das Amygdalin in dem Grundgewebe, das Emulsin, welches auch in den süssen Mandeln vorhanden ist, in den Leitbündeln untergebracht zu sein[1]). Während sich bei dem Spalten durch Emulsin bekanntlich Bläusäure bildet, tritt diese bei dem Spalten des Amygdalins durch Invertin[2]) nicht auf. Ebenso beobachtete ich keine Blausäurebildung, als ich Penicillium glaucum auf einer 1 proc. Lösung von Amygdalin erzog.

Eine beschränkte Zersetzung scheint bei der Keimung des Senfsamens das **myronsaure Kalium** zu erfahren[3]), das in anderen Zellen untergebracht ist als das Enzym Myrosin[4]). In anderen Fällen muss indess die enzymatische Spaltung während des Lebens gänzlich unterbleiben. Denn in den **Indican** führenden Pflanzen tritt in den lebenden Zellen nie eine Blaufärbung durch Indigo ein, der sich mit dem Tode bald bildet[5]) und nach seiner Entstehung nicht wieder verarbeitet wird. Ebenso müsste in der Krappwurzel durch allmähliche Anhäufung des Alizarins eine Färbung der lebendigen Zellen eintreten, wenn in ihnen aus der **Ruberythrinsäure** Alizarin abgespalten würde. Nach Molisch (l. c. p. 284) bildet übrigens die Keimpflanze von Isatis tinctoria im Dunklen kein Isatin. Da dieses ferner durch Verdunklung schwindet, so muss es also ohne Bildung von Indigo verarbeitet werden, jedoch kann hieraus nicht auf eine dauernde Umsetzung im normalen Stoffwechsel geschlossen werden. Nach Theorin[6]) sollen aber **Populin** und **Salicin** im Frühjahr consumirt werden. Zumeist scheinen indess auch die in ansehnlicher Menge vorkommenden Glycoside (z. B. **Hesperidin**[7]) sogar im Hungerzustand in der Pflanze intact zu verbleiben.

§ 88. Farbstoffe.

Mit der Zusammenfassung der durch Färbung ausgezeichneten Stoffwechselproducte vereinen wir natürlich Körper von ganz verschiedener chemischer Constitution und physiologischer Bedeutung. Diese ist übrigens, abgesehen von der Rolle des Chlorophylls und des Bacteriopurpurins (§ 52, 53) sowie der Sauerstoffbindung in gewissen Farbstoffbacterien (§ 101) zumeist ökologischer Art. So sind die. Farbstoffe in ausgedehnter Weise als Lockmittel, hier und da wohl auch als Schutzmittel gegen zu intensive Insolation nutzbar gemacht. Ausserdem wird durch die Extinction der Strahlen unvermeidlich eine entsprechende Temperaturerhöhung erzielt, durch welche u. a. die Transspiration beschleunigt (§ 39) und die Gesammtthätigkeit gesteigert wird, so lange die optimale Temperatur nicht überschritten ist[8]). Jedoch ist sicherlich in anderen Fällen die

---

1) Johannsen, Annal. d. scienc. naturell. 1888, VII, sér., Bd. 6, p. 118; Guignard, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 477; 1893, Bd. 117, p. 493, 751; Green, Annal. of Botan. 1893, VII, p. 99.

2) E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1894, p. 2990. Vgl. § 94.

3) Spatzier, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 75; Smith, Journal für physiol. Chem. 1888, p. 119; Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 14.

4) Spatzier, l. c. Ferner Guignard, Journal d. Botan. 1894, p. 67, 85.

5) Molisch, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1893, Abth. I, Bd. 102, p. 269. — Vgl. auch Lookeren, Versuchsstat. 1894, Bd. 43, p. 401; 1895, Bd. 46, p. 249.

6) Theorin, Bot. Jahresb. 1884, p. 87.

7) Pfeffer, Bot. Ztg. 1874, p. 481.

8) Vgl. Ludwig, Biolog. d. Pflanzen 1895 u. auch § 62. — Ueber Bedeutung der

Färbung nur als eine accessorische Beigabe mit dem Besitz von Stoffen verknüpft, die eine anderweitige Rolle im Dienste des Organismus spielen. Denn es ist nicht einzusehen, wie z. B. für das Kernholz, für die im Dunklen wachsenden Pilze, für die vom Licht unabhängige Sauerstoffbindung in gewissen Farbstoffbacterien die Färbung, d. h. die bevorzugte Absorption und Reflexion gewisser Lichtstrahlen eine Bedeutung haben soll. Allerdings werden in der Pflanze als Nähr- und Reservestoffe im wesentlichen Körper hergestellt, denen keine auffällige Färbung zukommt.

Aus der vielfach unzureichenden chemischen Kenntniss ist immerhin zu ersehen, dass es sich um Körper verschiedener chemischer Constitution handelt. Speciell die im Zellsaft gelösten rothen und blauen Farbstoffe (Anthocyan, Erythrophyll) scheinen Gerbstoffe oder verwandte Phenolverbindungen zu sein, zu denen aber nicht die Fettfarbstoffe, die Lipochrome und das Chlorophyll zählen, ebenso nicht das Pyocyanin, dieser den Ptomainen sich anschliessende Bacterienfarbstoff. Ferner werden von einzelnen Bacterien Anilinfarbstoffe producirt und gewisse Algen besitzen in dem Phycoerythrin und Phycocyan einen gefärbten Eiweisskörper (§ 60)[1]. Geht ein Farbstoff (z. B. Indigo, Alizarin) aus einem sog. Chromogen durch Zerspaltung, Oxydation u. s. w. hervor (§ 84, 87), so ist wenigstens der letzte Act der Bildungsgeschichte aufgehellt. Vielleicht dienen auch in der lebendigen Zelle zuweilen Gerbstoffe oder andere Phenole zur Production von Farbstoffen, die aber sicher vielfach aus anderem Materiale und oft in Pflanzen entstehen, die keine Gerbstoffe enthalten[2].

Bei den höheren Pflanzen sind die in Wasser löslichen Farbstoffe wesentlich im Zellsaft, die unlöslichen vorwiegend in den Chromatophoren untergebracht. Die ausgedehnte Secretion organischer Stoffwechselproducte durch Pilze und Bacterien macht es verständlich, dass durch diese Organismen öfters Farbstoffe ausgeschieden werden. Uebrigens sind in diesen wie in höheren Pflanzen in der lebendigen Zelle nicht selten verschiedene Farbstoffe gemischt oder räumlich getrennt zu finden.

Durch die auffälligeren höheren Pflanzen ist der Mensch derart an die Färbung vegetabilischer Organismen gewöhnt, dass ihm zunächst der Mangel an Farbe auffällt, der bei chlorophyllfreien Pflanzen fast zur Regel wird. Aus der Entwickelungsgeschichte ist weiter zu entnehmen, dass die Farbstoffe nicht

---

Erwärmung vgl. ferner Kny, Zur physiol. Bedeutung d. Anthocyans 1892 (Atti dell. congresso botanico 1892); Stahl, Annal. d. Jardin bot. d. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 137. Messungen über Absorptionsgrössen sind z. B. bei Engelmann, Bot. Ztg. 1887, p. 433; N. J. C. Müller 1888, Bd. 20, p. 78, sowie in der § 60 citirten Lit. zu finden (Ewart, Annals of Botany 1897, Bd. XI, p. 460). — Als eine Folge der Erwärmung würden die Farbstoffe u. a. unter Umständen, wie es Pick fand (Bot. Centralbl. 1893, Bd. 16, p. 346), ein beschleunigtes Auswandern d. Stärke veranlassen können.

1) Vgl. Hansen, Farbstoffe d. Blüthen u. Früchte 1884; Wigand, Bot. Hefte 1885, p. 218; Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 97; L. Müller, Vergleichend. Anatom. d. Blumenblätter 1893, p. 230; Weigert, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 353, u. die in diesen Arbeiten cit. Lit. Für Bacterien u. Pilze: Zopf, Pilze 1890, p. 143; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., p. 175, 487; Lafar, Technische Mykologie 1897, p. 125. Für Flechten Bachmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 1; Zopf, Annal. d. Chem. 1897, Bd. 295, p. 222, 295.

2) Vgl. über diese Frage Wigand, l. c.; Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 218; G. Kraus, Grundlin. z. Physiol. d. Gerbstoffes 1889, p. 31.

jederzeit und unter allen Umständen gebildet werden. Denn sehr gewöhnlich werden die Farbstoffe erst in gewissen Entwickelungsphasen bemerklich oder verändert. Ausserdem lehren die zahlreichen Varietäten und Culturrassen, dass die Existenz einer Pflanze nicht gefährdet ist, wenn in den Blüthen die Ausbildung blauer, rother u. s. w. Farben gänzlich unterbleibt oder wenn diese oder andere Farben durch ihr Auftreten in Blüthen, Blättern u. s. w. die normale Färbung modificiren.

Durch die unmittelbare Wahrnehmung der Färbung wird eine jede Veränderung in der Erzeugung dieser Stoffwechselproducte in besonders auffälliger Weise markirt. Desshalb bemerkt man leicht die verschiedenartigen Erfolge, welche durch die äusseren Verhältnisse veranlasst werden. Wenn dabei durch den Wechsel der Temperatur, des Lichtes, der Ernährungsverhältnisse u. s. w. in der einen Pflanze die Production von Farbstoff unterdrückt, in der anderen aber umgekehrt erweckt wird, so ist schon daraus zu ersehen, dass die äusseren Bedingungen wiederum nur den Anstoss zu einer veränderten Thätigkeit der Pflanze geben. Damit ist natürlich in anderen Fällen eine rein mechanische Wirkung nicht ausgeschlossen, durch die z. B. in intensivem Licht, analog wie beim Bleichen, eine Zerstörung des Chlorophylls (§ 58) oder anderer Farbstoffe, durch Wasserstoffsuperoxyd[1]) die Oxydation gewisser Farbstoffe erreicht wird. Kehrt dann, wie es öfters zutrifft, die Färbung in der fortlebenden Zelle nicht wieder, so sind damit (wie schon durch die Entwickelung) diese Farbstoffe als Stoffwechselproducte gekennzeichnet, die nur zeitweilig producirt werden und producirt werden können, deren normaler Verbleib ferner nicht aus Gleichzeitigkeit von Bildung und Zerstörung resultirt. Aus dem Gesagten geht jedenfalls genugsam hervor, dass in den lebenden Pflanzen die Färbungen nicht direct durch eine rein mechanische Wirkung der Lichstrahlen entstehen, durch welche in manchen todten Massen Färbungen erzielt werden[2]).

Während ohne Beleuchtung in den meisten Pflanzen die Chlorophyllbildung unterbleibt (§ 58), kommt der Farbstoff der Blüthen von Tulipa Gesneriana, Pulmonaria officinalis, der rothen Weintraube u. s. w. im Dunklen zur vollen Ausbildung. Doch erreichen z. B. die Blüthen von Prunella grandiflora und anderer im Dunklen nicht ihre normale Färbung und Gestaltung[3]). Ferner wird nur bei Beleuchtung der rothe Farbstoff in der Wurzel von Salix, in manchen Rhizomen, Keimstengeln, in den Blatttentakeln von Drosera u. s. w.[4]) producirt. Zuweilen geschieht das erst bei hoher Lichtintensität, wie z. B. bei Azolla, bei Aepfeln und Birnen, deren rothe Backen nur auf der Sonnenseite entstehen[5]). Auch ist öfters die herbstliche Rothfärbung von der Beleuchtung

1) Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 385, 454.
2) Wiener, Annal. d. Physik u. Chem. 1895, N. F., Bd. 55, p. 227.
3) Sachs, Bot. Ztg., Beilage 1863 u. 1865, p. 117; Askenasy, Bot. Ztg. 1876, p. 1; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 177. — Für Trauben Laurent, Bullet. d. l. Soc. bot. d. Belgique 1890, Bd. 29, p. 71.
4) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 390; Schell, Bot. Jahresb. 1876, p. 717; Pick, Botan. Centralbl. 1883, Bd. 16, p. 315 (Keimlinge); de Vries, Bot. Ztg. 1886, p. 4 (Drosera); Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 451 (Rhizome). — Ueber Algen vgl., Oltmann's, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 432.
5) Senebier, Physik. chem. Abhandlg. 1785, III. Th., p. 71; Askenasy, Bot. Ztg, 1875, p. 498.

abhängig, die erst Erfolg hat, nachdem sich im Spätjahre die Reactionsfähigkeit einstellte, deren Ausbildung vielfach durch niedere Temperatur beschleunigt zu werden scheint[1]). Von einer Erniedrigung bis unter den Gefrierpunkt und gleichzeitiger Beleuchtung hängt ferner die Verfärbung der Coniferen im Winter ab, die durch das Auftreten eines braunen Farbstoffes und durch die partielle Desorganisation der Chorophyllkörper herbeigeführt wird (§ 58).

Vereinzelt, so bei Micrococcus ochroleucus[2]) hängt bei chlorophyllfreien Organismen die Farbstoffproduction vom Licht ab. Dagegen wird die Farbstoffbildung bei Micrococcus prodigiosus und in vielen Bacterien durch ungünstige, aber noch Wachsthum gestattende Culturbedingungen unterdrückt, z. B. durch stärkere Beleuchtung, durch eine dem Maximum nahe Temperatur, durch hemmende Stoffe, durch spärliche Sauerstoffzufuhr. Andererseits färbt sich u. a. Spirillum rubrum nur bei Sauerstoffmangel. Wenn unter solchen Verhältnissen sich Leucoproducte ausbilden, wird natürlich durch Zutritt von Sauerstoff schnell Färbung bewirkt[3]). Am leichtesten scheint bei den Bacterien die Formirung der secernirten Farbstoffe zu unterbleiben, jedoch handelt es sich bei den Phanerogamen in allen erwähnten Beispielen um intracellulare Farbstoffproducte. Bei den Phanerogamen hat ohne Frage die Veränderung des Culturbodens ebenfalls Einfluss, indess ist noch nicht ermittelt, unter welchen Umständen mit Sicherheit eine modificirte Farbstoffbildung veranlasst wird[4]).

Speciell bei den Bacterien ist es gelungen, durch fortgesetzte Cultur die Fähigkeit der Farbstoffbildung unter normalen Bedingungen zu eliminiren (vgl. § 5, 92). Eine solche farblose Rasse, die zugleich die Production von Trimethylamin eingebüsst hatte, erhielt Schottelius[5]) durch Cultur des Micrococcus prodigiosus bei 41 C. Ein analoges Resultat wurde von Charrin und Phisalix[6]) mit Bac. pyocyaneus, von Laurent[7]) mit dem rothen Kieler Bacillus erhalten. Zugleich haben diese und andere Versuche gelehrt, dass bei unzureichender Eliminirung der Fähigkeit die Farbstoffbildung bei Cultur unter normalen Bedingungen in den successiven Generationen allmählich zurückgewonnen wird. Andererseits kommt es vor, dass die zunächst unterdrückte Farbstoffbildung mit der Accommodation an den Nährboden in den successiven Generationen allmählich zurückkehrt[8]).

---

1) Mohl, l. c.; Schübler, Bot. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 205.

2) Prove, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1887, Bd. 4, p. 439.

3) Lit. bei Flügge, l. c.; Lafar, l. c.; ferner Dieudonné, Biol. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 108; Thuman, Arbeit. d. bacteriol. Instituts in Karlsruhe 1895, Bd. I, p. 291. Nicolle und Bey, Annal. d. l'Institut Pasteur 1896, Bd. 10, p. 669. — Einiges über andere Pilze: Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 6; Duclaux, Annal. d. l'Institut Pasteur 1889, Bd. II, p. 111. — Bei Flechten kommt durch das Zusammenwirken der Symbionten Farbstoffbildung zu Stande.

4) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1879, p. 301; Hoffmann, Botan. Ztg. 1881, p. 379 (Molisch, Bot. Ztg. 1897, p. 49).

5) Schottelius, Centralbl. f. Bacteriol. 1887, Bd. 2, p. 439. Vgl. auch Flügge; l. c., p. 487.

6) Charrin u. Phisalix, Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 1565.

7) Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur 1894, Bd. 14, p. 479.

8) Galeotti, Centralbl. für Bacteriol. 1893, Bd. 14, p. 697; Dieudonné, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 109.

§ 89. Alkaloide, Ptomaine und andere Gifte.

Zahlreiche höhere und niedere Pflanzen produciren bekanntlich einen oder einige giftige Körper, die theilweise den Alkaloiden und den sich anschliessenden Ptomainen[1]), theilweise den Toxalbuminen[2]) (Proteinstoffen), theilweise den Glycosiden (Amygdalin u. s. w. § 87) oder anderen chemischen Gruppen angehören (über Blausäure vgl. § 70).

Diese zum Theil ungemein giftigen Stoffwechselproducte haben offenbar der Hauptsache nach ökologische Bedeutung, sei es, dass sie das Fressen durch Thiere oder das Eindringen von Parasiten verhüten[3]) oder dass sie es Bacterien u. s. w. ermöglichen, siegreich die Concurrenz mit anderen Organismen zu bestehen oder durch deren Tödten den Boden für ferneres Gedeihen zu gewinnen (§ 92). Für solche Zwecke ist es durchaus zweckentsprechend, dass die Bacterien u. s. w. diese Gifte, sowie die ebenfalls als Angriffsmittel dienenden Enzyme secerniren. Dagegen muss überall da, wo es auf den Verbleib ankommt, also bei höheren Pflanzen, Hutpilzen u. s. w. die Secretion zurücktreten. In diesem Falle sind durchgehends die Gifte in einer den ökologischen Aufgaben entsprechenden Weise untergebracht[4]) und da, wo dieselben in die Milchsäfte aufgenommen sind, ist damit erreicht, dass bei einem Angriff auf die Pflanze nach der verletzten Stelle gleichzeitig das abwehrende Gift und die auf Wundschluss berechneten Stoffe befördert werden. Innerhalb der lebenden Zelle dürften die Gifte im allgemeinen im Zellsaft untergebracht sein (vgl. § 87), und hierdurch, sowie durch die relative Immunität ist dafür gesorgt, dass die bis zu einem gewissen Grenzwerth erzeugten Gifte für den Producenten ungefährlich sind.

Das wenn auch kümmerliche Fortkommen gewisser Pilze auf genügend verdünntem Morphium u. s. w. beweist zwar, dass die Gifte wiederum dem Stoffwechsel anheimfallen können, jedoch werden dieselben augenscheinlich in den Producenten zumeist nicht wieder verarbeitet. Darauf deutet z. B. das Verhalten des Solanins beim Austreiben der Kartoffel hin[5]). Wenn in diesem Falle, sowie bei dem Keimen des Samens von Datura Stramonium und Strychnos nux vomica[6]) eine gewisse Verminderung beobachtet wurde, so ist es bei der geringen Exactheit der zur Verfügung stehenden Methoden zweifelhaft, ob nicht etwa die Vertheilung in der an Volumen zunehmenden Pflanze u. s. w. das

1) Vgl. Hoppe-Seyler, Handb. d. chem. Analyse, IV. Aufl., 1893, p. 94.

2) Vgl. Neumeister, Physiol. Chemie 1893, p. 226.

3) Vgl. die Lit. in den § 87 genannten Arbeiten. — Aus Versuchen v. Peirce (Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 84) über Cuscuta, und aus eigenen Erfahrungen mit Pilzen ergiebt sich auch, dass Parasiten durch die Gifte am Eindringen gehindert werden.

4) Vgl. Zimmermann, Mikrotechnik 1892, p. 116, u. die dort cit. Liter. Molle, Localisat. d. alcaloides d. Solonacées, Brüssel 1895.

5) De Vries, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 243; Wotczal, Botan. Jahresb. 1890, Bd. 11, p. 100; G. Meyer, Beibl. z. Bot. Centralbl. 1896, Bd. 6, p. 61.

6) Heckel, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 88. Vgl. Clautriau, Annal. d. l. Soc. belg. d. microscop. 1894, Bd. 18, p. 17.

Beobachtungsresultat herbeiführten. (Ueber Amygdalin und Cyanwassertoff vgl. § 87.)

Analog wie die Farbstoffe (§ 88) sind auch die Gifte keine absolut nothwendigen Stoffwechselproducte. So ist in der süssen Mandel das Amygdalin gänzlich verloren gegangen und in den Cinchonapflanzen unserer Gewächshäuser vermochte Vogel[1]) kein Chinin nachzuweisen. Es ist also wohl möglich, dass in Schottland gelegentlich der Schierling kein Coniin[2]) enthält, da überhaupt der Gehalt an Alkaloiden je nach den Culturbedingungen sehr verschieden ausfällt[3]). Dasselbe ist in auffälliger Weise bei den pathogenen Bacterien der Fall, deren ungleiche Wirkung (Virulenz) derzeit den besten Maassstab für die Production der specifischen Gifte abgiebt. In der That ist, analog wie wir es für die Farbstoffbildung kennen lernten, bereits in vielen Fällen durch Modification der Culturbedingungen eine partielle oder totale Abschwächung der Virulenz gelungen (Bacterien des Milzbrands, des Tetanus, der Diphtherie, der Hühnercholera u. s. w.)[4]). Dabei handelt es sich, wie bei den Farbstoffen, entweder um eine transitorisch oder um eine permanent inducirte Veränderung der Stoffwechselthätigkeit. Speciell bei den Milzbrandbacterien wird z. B. durch fortgesetzte Cultur bei 42° C. eine ungiftige Rasse erzielt, die diese Eigenschaft nunmehr dauernd bewahrt, während nach kürzerer Behandlung bei 50° C. in den folgenden Generationen allmählich die Virulenz zurückkehrt. Die dauernd ungiftige Rasse kann aber durch bestimmte Culturverhältnisse wiederum in die virulente Form verwandelt werden. Eine solche Ueberführung, die hier mit Sicherheit herbeiführbar ist, kommt bei anderen Pflanzen gelegentlich und z. B. darin zum Ausdruck, dass in der süssen Mandel die verloren gegangene Production von Amygdalin ausnahmsweise wieder aufgenommen wird. Aus den schon anderweitig angeführten Gründen sind aber die sich schnell vermehrenden Mikroorganismen viel geeigneter, um auf experimentellem Wege eine Verschiebung der inhärenten Eigenschaften zu erzielen, und ohne Frage werden fernerhin analoge Resultate vielfach in Bezug auf andere Stoffe (Enzyme u. s. w.) gewonnen werden, die für den Organismus nicht gerade unentbehrlich sind.

Jedenfalls werden aber von den verschiedensten Pflanzen Gifte producirt, und die Toxalbumine, welche ausser für Bacterien in dem Samen von Abrus precatorius und Ricinus, sowie in Amanita phalloides[5]) nachgewiesen wurden, kommen sicherlich noch vielfach in höheren Pflanzen vor.

Ueber die Stoffwechselprocesse, welchen die Gifte entspringen, ist nichts näheres bekannt und Bestimmtes ist nicht daraus zu entnehmen, dass manche Bacterien nur bei eiweisshaltiger, andere auch bei eiweissfreier Nahrung ihre specifischen Gifte produciren (Lit. Flügge, l. c. p. 195). Diese Production geschieht ohne Frage der Regel nach in dem Protoplasten, doch mögen gelegentlich Gifte

1) Vogel, Sitzungsb. d. Münch. Akad. 1885, p. 6.

2) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 344.

3) Vgl. Darwin, Variiren d. Thiere u. Pflanzen 1873, II. Aufl., p. 314; Ludwig, Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 222. Ad. Mayer, Versuchsstat. 1891, Bd. 38, p. 458 (Tabak). Für Hutpilze vgl. auch Böhm u. Külz, Bot. Jahresb. 1885, p. 280.

4) Lit. bei Flügge, l. c., p. 299; Lafar, l. c., p. 271; Burkmaster, Biol. Centralblatt 1895, Bd. 15, p. 96.

5) Neumeister, Physiol. Chem. 1893, p. 228; O. Loew, Giftwirkungen 1893, p. 76.

durch Vermittelung der secernirten Producte extracellular entstehen. Denn Gifte bilden sich z. B. bei der Pepsinverdauung des Fibrins (Flügge l. c. p. 184) und die giftige Blausäure wird mit dem Tode der Zelle aus Amygdalin abgespalten. Da hierbei die Mitwirkung des Emulsins nothwendig ist, so kann schon diese Erwägung daran erinnern, dass unter Umständen erst durch ein einfaches oder auch erst durch ein complicirtes Zusammenwirken von zwei Organismen eine giftige oder irgend eine andere Verbindung erzeugt wird (über Mischinfectionen vgl. Flügge, l. c. p. 309).

§ 90. Aetherische Oele, Harze etc.

Aetherische Oele, Balsame, Harze, Kautschuk u. s. w. werden der Regel nach nicht wieder in den Stoffwechsel gerissen, und selbst bei feiner Vertheilung (in einer Emulsion) sind diese Körper keine zureichende Nahrung für Pilze. Bekanntlich dienen aber ätherische Oele vielfach als Lockmittel, während die Balsame (ebenso die Milchsäfte § 106) als Schutzmittel von Wunden oder durch Imprägnirung von Wandungen nutzbar werden, sei es, dass es auf Conservirung oder auf Regulation der Permeabilität abgesehen ist[1]).

Offenbar entstehen diese Körper in verschiedener Weise. Theilweise werden sie im Inneren des Protoplasten formirt, um fernerhin emulgirt zu bleiben (so auch in Milchsäften) oder zu homogenen Oel- und Balsammassen zusammenzufliessen. In einem wie im anderen Falle ist ein Verbleiben an der Bildungsstätte oder eine Secretion möglich (vgl. 16, 23). Doch werden augenscheinlich auch Stoffe secernirt, die sich erst ausserhalb des Protoplasten in ätherische Oele oder Balsame umwandeln, die in anderen Fällen durch Metamorphose der Zellwand ihren Ursprung nehmen. Wie solches durch Stoffwechselprocesse erreicht wird, und inwieweit dabei Gerbstoffe oder andere Körper das Ausgangsmaterial bilden, ist noch unaufgeklärt. Auf histologische Beobachtungen, sowie auf die verschiedene Unterbringung dieser Stoffe in lebenden Zellen, in besonderen Secretbehältern, in Drüsen und Drüsenhaaren haben wir hier nicht einzugehen[2]). Ebenso genügt es daran zu erinnern, dass diese Körper an der Luft durch Verharzen u. s. w. Aenderungen erfahren. Durch eine postmortale Sauerstoffaufnahme wird z. B. das ätherische Oel der lebenden Zellen des Campherbaumes in Campher übergeführt.

Durch die äusseren Bedingungen wird die Production oder die Ausscheidung der genannten Stoffe vielfach beeinflusst. So treten zuweilen pathologische Verharzungen ein, und bekanntlich nimmt eine Pflanze an sonnigerem oder wärmerem Standort nicht selten einen stärkeren Geruch an. Häufig veranlasst die Erwärmung durch die Besonnung eine verstärkte Verdampfung des ätherischen

1) Lit. bei Stahl, Ludwig, Kerner etc. Als Schutzmittel gegen zu starke Erwärmung dürfte die ansehnliche Absorption der dunklen Strahlen in den Dämpfen d. ätherischen Oele kaum von hoher Bedeutung sein.

2) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 72, 152; Tschirch, Pflanzenanatomie 1889, p. 460; Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. 1896, II. Aufl., p. 432. — Tschirch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 370; Siek, ebenda 1895, Bd. 27, p. 238; Bécheraz, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 20; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 14, 27.

Oeles, die z. B. bei Dictamnus albus so ansehnlich ausfällt, dass das zwischen dem Blüthenstand angehäufte Gasgemisch sich entzünden lässt. In anderen Fällen müssen indess andere Ursachen die Exhalition von ätherischem Oel steigern, da gewisse Pflanzen gerade in der Nacht am stärksten duften[1]).

§ 91. Enzyme.

Zur Vermittelung verschiedener Umsetzungen bedient sich die Pflanze vielfach der selbsterzeugten Enzyme (Fermente), d. h. bestimmter Stoffwechselproducte, von denen schon eine geringe Menge ausreicht, um eine ausgedehnte Umsetzung zu erzielen. Von solchen Enzymen[2]) kommen besonders diastatische, zellhautspaltende, invertirende, glycosidspaltende und proteolytische (Pepsin, Trypsin, Papain oder Papayotin) in vielen, jedoch nicht in allen Pflanzen vor und vielleicht sind auch fettspaltende Enzyme (Steapsine) verbreitet. Ausserdem wurde aus bestimmten Organismen z. B. ein Lab- oder ein Harnstoffenzym isolirt. Gelegentlich war auch schon von problematischen Enzymen, von dem Gummiferment und von der Pectase die Rede (§ 82). Sicherlich wird man aber mit der Zeit noch viele andere Enzyme kennen lernen.

Die bis dahin isolirten und untersuchten Enzyme scheinen sämmtlich Proteinstoffe zu sein[3]), die, wie z. B. auch die Toxalbumine, durch ihr besonderes Wirken ausgezeichnet und charakterisirt sind. Aus den Differenzen in der Wirkungsweise ergiebt sich aber, dass die obigen Namen nur Gattungen und Typen kennzeichnen, die durch Bindeglieder verknüpft sind, dass es also verschiedenartige Diastasen, Invertine u. s. w. giebt[4]). So wird z. B. von gewissen diastatischen Präparaten die Stärkespaltung bis zur Maltose, von anderen bis zur Dextrose durchgeführt. Ferner erzielen die proteolytischen Enzyme einen mehr oder minder weitgehenden Abbau des Eiweissmolecüls und je nach dem angewandten Enzyme wird Amygdalin mit oder ohne Bildung von Cyanwasserstoff zerspalten (§ 87).

Ein jedes Enzym hat naturgemäss einen beschränkten Wirkungskreis, vermag indess sehr gewöhnlich mehr als eine einzige Verbindung zu zersetzen. So zerlegt z. B. das Pepsin nicht alle, aber doch verschiedene Eiweisskörper. Ferner hydrolysirt die Diastase ausser Stärke gewisse Zellhäute und ein bestimmtes Invertin zerspaltet nicht nur einzelne Polysaccharide, sondern auch einzelne Glycoside. Obgleich es in manchen Fällen zweifelhaft bleibt, ob nicht ein Gemisch von zwei Enzymen zur Prüfung gelangte, so reichen doch die empirischen Erfahrungen aus, um für die Invertine, die Diastasen u. s. w. specifische Diffe-

---

1) Lit. Treviranus, Physiol. Bd. I, p. 98; de Candolle, Physiol. Bd. 2, p. 764; Regel, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 348; Mesnard, Annal. d. science naturell. 1894, VII. sér., Bd. 18, p. 374; Revue général. d. Bot. 1894, Bd. 6, p. 97, u. 1896, Bd. 8, p. 129.

2) Eine Zusammenstellung bei Green, Annals of Bot. 1893, Bd. 7, p. 83.

3) Ueber die chemische Zusammensetzung siehe Ad. Mayer, Die Lehre von den chemischen Fermenten 1882, p. 19; Neumeister, Physiol. Chem. 1893, Bd. I, p. 81.

4) So schon aufgefasst von Mulder. Vgl. z. B. Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 229; E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1894, p. 3481.

renzen zu kennzeichnen, die ohne Frage bei vergleichenden Studien noch viel ausgedehnter hervortreten werden. Als ein Erfolg der specifischen Wechselwirkungen kann auch (vgl. § 66) das verschiedene Verhalten gegen zwei stereoisomere Körper nicht überraschen. In der That beobachtete E. Fischer, dass nach Ersatz des Zuckers durch seinen optischen Antipoden das so entstandene Glycosid nun nicht mehr durch das zuvor wirksame Enzym gespalten wurde.

Die bisher isolirten Enzyme bewirken zumeist hydrolytische Spaltungen[1]), in denen aber, wie bei der Zersetzung des Harnstoffs durch die Urase, ein gasförmiges Product auftreten kann (§ 102). Ferner giebt es auch Oxydationsfermente (Oxydasen), die postmortal oder vielleicht theilweise schon in der lebenden Zelle, als sauerstoffübertragende Katalysatoren functioniren (§ 101). Analoge katalytische Wirkungen bringen übrigens z. B. auch Säuren (Invertirung), fein zertheiltes Platin (Sauerstoffübertragung), fein zertheiltes Iridium (Zerspaltung der Ameisensäure in H und CO_2) hervor. Zudem lehrt die Aetherbildung durch Vermittelung der Schwefelsäure, dass durch kalalytische Wirkungen auch Condensationen erzielbar sind, und so muss die Möglichkeit zugegeben werden, dass die Pflanze einzelne synthetische Operationen mit Hilfe von Enzymen ausführt. Ob dieses zutrifft, ob überhaupt im gegebenen Falle eine enzymatische Wirkung vorliegt, ist nicht immer leicht zu entscheiden. Denn thatsächlich giebt es Enzyme, die sich sehr leicht verändern und desshalb auch schwierig oder auch gar nicht isolirbar sind, und möglicher Weise üben andere Enzyme ihre katalytische Wirkung nur unter den in der lebenden Zelle gegebenen Bedingungen aus.

Wird also z. B. eine physiologische Umsatzthätigkeit durch Chloroform, Aether u. s. w. sistirt, so kann sie desshalb doch durch ein Enzym vermittelt werden. Auf Grund solcher Sistirung lässt sich andererseits nicht behaupten, dass z. B. die Zerspaltung des Zuckers in der Alkoholgährung in der lebendigen Hefezelle durch ein Ferment erzielt werden muss[2]). Eine endgiltige Entscheidung ist derzeit nicht möglich. Wenn man aber bedenkt, dass erst nach vielen vergeblichen Versuchen der Nachweis und die Isolirung der Urase, des Enzyms der Harnstoffgährung gelang (§ 101), so erscheint nicht ausgeschlossen, dass einmal aus der Hefe ein Enzym isolirt wird, das im Dienste dieses Organismus die Zerspaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure besorgt. Falls eine solche erwünschte Aufklärung erfolgt, bleibt aber der Hefeorganismus doch der Vermittler der Alkoholgährung, und nach wie vor wird man ihn, wie überhaupt jeden gährungsthätigen Organismus als »Fermentorganismus« bezeichnen dürfen. Jedenfalls empfiehlt es sich aber, die Fermentorganismen fernerhin nicht mehr organisirte oder geformte Fermente zu nennen und die Bezeichnung »Ferment« oder »Enzym« (Kühne)

---

1) Ueber die Wärmetönung bei Fermentwirkungen vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189.

2) Liebig und ebenso Hoppe-Seyler (Physiol. Chem. 1877, p. 115) haben ein solches Alkoholferment angenommen, ohne indess Beweise beizubringen. — Thatsächlich muss aber die Zerspaltung des Zuckers in Kohlensäure und Alkohol durch ein Enzym besorgt werden. Denn nach den inzwischen veröffentlichten Untersuchungen von E. Buchner (Bericht d. chem. Ges. 1897, p. 117, 1100) bewirkt auch der ausgepresste Saft der Hefe Alkoholgährung. — Vgl. § 102,

für die katalysirenden Stoffwechselproducte des Organismus zu reserviren. Natürlich liegt aber nicht eine einfache katalytische Wirkung vor, wenn durch K, Fe oder irgend ein Stoffwechselproduct eine verwickelte physiologische Reizreaction veranlasst wird.

Erst in jüngerer Zeit hat die Chemie die gebührende Aufmerksamkeit den lange vernachlässigten katalytischen Vorgängen zugewandt. Da solche in der mannigfachsten Weise durch organische und anorganische Körper veranlasst werden, so giebt die auffallende Wirkung der Enzyme nicht die mindeste Veranlassung in diesen chemischen Individuen lebendige Protoplasmasplitter zu vermuthen. Nach unserer Definition (§ 3) zählen diese Fermentwirkungen zu den Auslösungen und zwar in principieller Hinsicht zu den Beschleunigungsreactionen [1]. Wie diese zu Stande kommen, ob es sich um Uebertragung von Bewegungen, um Oberflächenwirkungen und die damit geschaffenen Lockerungen und Dispositionen oder um ein Spiel von Bindung und Entbindung handelt, das zu erforschen ist Sache der physikalischen Chemie. In physiologischer Hinsicht haben wir mit den Thatsachen zu rechnen, die uns lehren, dass z. B. auch der katalysirenden Schwefelsäure zwar theoretisch, aber nicht in der Praxis eine unbegrenzte Umsetzungsfähigkeit zukommt. Dasselbe gilt für die Enzyme, unter denen Diastase [2] das 10000fache an Stärke, Invertin [3] mehr als das 100000fache an Rohrzucker zerspaltet. Wegen der Veränderung mit höherer Temperatur kann die Wirkung der Enzyme nicht in derselben Weise mit der Temperatur steigen wie die hydrolysirende Wirkung der Salzsäure [4], die zumeist erst bei höherer Temperatur merklich hervortritt. Andererseits ist es wohl begreiflich, dass die Salzsäure alle, die Enzyme aber nur bestimmte Kohlenhydrate und Glycoside zerspaltet.

Mit der Production bestimmter Enzyme wird sehr häufig der Zweck verfolgt, Körper zu schaffen, die durch ihre spaltende und lösende Wirkung, sagen wir allgemein durch Verdauung andere Stoffe für die Aufnahme und für die fernere Verarbeitung in dem Protoplasten zugänglich und geeignet machen (vgl. § 65, 77, 82). Ebenso ist schon hervorgehoben, dass in Anpassung an die besondere Ernährungs- und Lebensweise die Enzyme, insbesondere die Secretion dieser im allgemeinen bei den heterotrophen Pflanzen eine ausgedehntere Anwendung finden, als bei den autotrophen Pflanzen.

Sofern aber die zur Verfügung stehenden Nährstoffe ohne vorbereitende Umsetzungen zur Verarbeitung im Protoplasten geeignet sind, haben die real producirten Fermente keine nothwendige Function zu vollbringen. In der That sind die Enzyme als nicht unter allen Umständen nothwendige Stoffwechselproducte schon dadurch gekennzeichnet, dass sie manchen Pflanzen immer oder doch in gewissen Entwickelungsphasen abgehen. Ferner wird in gewissen Pflanzen bei ungün-

---

1) Näheres Ostwald, Bericht d. Sächs. Ges. der Wissensch. 1894, p. 387. Ueber die älteren theoretischen Speculationen vgl. z. B. Ad. Mayer, Lehre v. d. chemischen Fermenten 1882, p. 104. Handwörterb. d. Chem. Bd. IV, p. 124; Bunge, Physiol. Chem. 1894, III. Aufl., p. 168.

2) Siehe Schleichert, Die diastat. Fermente d. Pflanzen 1893, p. 85.

3) O. Sullivan u. Tompson, Koch's Jahresb. d. Gährungsorgan. 1890, p. 171; A. Meyer, Unters. über die Stärkekörner 1895, p. 67. — Ueber Veränderung und Abnutzung d. Enzyme vgl. Tammann, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1895, Bd. 8, p. 127.

4) Tammann, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1892, Bd. 16, p. 271; Zeitschr. f. physikal. Chem. 8915, Bd. 18, p. 426.

stigen Culturbedingungen die Production der Enzyme (analog wie die der Farbstoffe und Ptomaine) ganz oder theilweise eingestellt. Es sind auch Beispiele dafür bekannt, dass die üppig gedeihende Pflanze durch eine gewisse Anhäufung des enzymatischen Spaltungsproductes veranlasst wird, speciell das bezügliche Ferment nur noch beschränkt oder gar nicht mehr zu erzeugen. In diesem Falle handelt es sich also um eine Modification der Stoffwechselthätigkeit durch eine Reizwirkung, während bei den Carnivoren (§ 65) und wahrscheinlich in vielen anderen Fällen durch bestimmte chemische Reize die Secretion des Ferments veranlasst oder beschleunigt wird. Offenbar hat aber die Fortführung durch die Ausscheidung eine Nachbildung des Enzymes zur Folge, das auch in Pilzen u. s. w. in regulatorischer Weise, also in veränderlicher Menge erzeugt wird.

Je nach den Eigenheiten und den obwaltenden Verhältnissen werden die Enzyme entweder dauernd oder nur zeitweilig nach Aussen secernirt oder auch stets im Innern der Pflanze festgehalten und zur Wirkung gebracht. Eine solche Fermentwirkung kann somit durch eine Fixirung in Verband mit räumlicher Trennung ganz vermieden werden (Beispiel Amygdalin und Emulsin § 87). Da ausserdem die Action der Enzyme durch die Gegenwart anderer Verbindungen im positiven oder negativen Sinne beeinflusst wird, so mag dann und wann auf diese Weise eine Inactivirung im Innern der lebendigen Zellen erreicht werden. Zudem wird sicherlich auch im Innern der Zelle und der ganzen Pflanze nicht nur die Bildung, sondern auch der Transport der Enzyme zu den Wirkungsstätten regulatorisch gelenkt[1]).

Verschiedene Beobachtungen weisen aber darauf hin, dass zuweilen in den lebenden Zellen Verbindungen, sog. Zymogene, bestehen, die leicht durch Abspaltung oder anderweitige Veränderungen wirksame Enzyme liefern[2]). Wie diese oder die Zymogene im Stoffwechsel im näheren formirt werden, ist nicht bekannt. Jedenfalls bilden sowohl aerobe, als anaerobe Organismen Enzyme, und wenn die Production dieser in Aeroben bei Mangel an Sauerstoff unterbleibt, so wird dadurch das Enzym natürlich nicht als ein Product der Oxydation gekennzeichnet[3]).

Beeinflussung der Production. Nach den mehr beiläufigen Beobachtungen von Liborius[4]) hat Fermi[5]) gezeigt, dass bei den Bacterien die Production der

---

1) Wie Dextrose etc. kann auch ein Enzym je nach Umständen gespeichert sein oder translocirt werden. Dieserhalb ist es also nicht zulässig, mit Brown und Morris (Bot. Zeitg. 1892, p. 465) einen chemischen Unterschied der Translocations- u. Secretionsdiastase anzunehmen. Uebrigens kommt den verschiedenen Präparaten von Diastasen, Invertinen etc. eine ungleiche Diosmirbarkeit zu. Angaben bei A. Meyer, Stärkekörner 1895, p. 228; Grüss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 386; Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 223, 228; Fermi in den weiterhin cit. Arbeiten (1891—95). — Ueber Diosmose von Proteinstoffen etc. vgl. § 16.

2) Vgl. Green, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 121; Frankfurt, Versuchsstat. 1896, Bd. 47, p. 455. — Auf solche Zymogene führt sich vielleicht auch die künstliche Erzeugung v. Enzymen aus Eiweissstoffen zurück. Einige Lit. hierüber bei Schleichert, Die diastat. Fermente d. Pflanzen 1893, p. 84.

3) Siehe z. B. Grüss, Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 425.

4) Liborius, Zeitschr. f. Hygiene 1886, Bd. 1, p. 156.

5) Fermi, Centralbl. f. Bacteriol. 1891, Bd. X, p. 465; 1892, Bd. XII, p. 714; 1895,

proteolytischen Enzyme, aber auch die des Invertins u. s. w. von den Culturbedingungen abhängt. Denn in vielen Fällen wurde auf eiweissfreiem Nährboden, ferner durch Zugabe von Chinin, Antipyrin u. s. w., durch hohe Temperatur eine Schwächung oder völlige Sistirung der Enzymwirkung beobachtet. Ein solches Resultat scheint (analog wie bei Farbstoffen und Toxalbuminen) häufig durch ungünstige Ernährungsbedingungen herbeigeführt zu werden, jedoch war in manchen Experimenten die Enzymbildung trotz kräftigen Wachsens unterblieben. Während aber aus diesen und anderen Mittheilungen nicht zu ersehen ist, inwieweit ein Erfolg auch durch die specifische Reizwirkung der enzymatischen Spaltungsproducte oder anderer Körper möglich ist, geben auf diese Frage eine bestimmte Antwort die Untersuchungen, welche Dr. Katz[1]) in meinem Institute anstellte. Nach diesen macht Penicillium glaucum von seiner hohen Befähigung zur Formirung von Diastase keinen Gebrauch, wenn der Zuckergehalt (Rohrzucker oder Dextrose) der eiweissfreien oder eiweisshaltigen Nährflüssigkeit $1^1/_2$ Proc. übersteigt. Aehnlich verhält sich Bact. megatherium, während Aspergillus niger in einer 30proc. Zuckerlösung immer noch, jedoch in geringerem Maasse Diastase bildet. Da aber Penicillium bei üppigstem Wachsen auf Zuckerlösung, nicht aber bei üppigem oder kümmerlichen Wachsen auf 3, resp. 10proc. Chinasäure die Diastasebildung einstellt, so handelt es sich um einen specifischen Reizerfolg, der besonders durch Dextrose und Rohrzucker, in schwächerem Grade aber z. B. auch durch Maltose und Milchzucker ausgeübt wird. In gleichem Sinne, jedoch in weit geringerem Grade reagirt Aspergillus niger. Analoge Beziehungen werden wahrscheinlich für andere Enzyme gelten und da, wo es sich um Reizwirkungen dreht, muss durch die Unterdrückung der Diastasebildung die Production anderer Ezyme nicht beeinflusst werden[2]).

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich unmittelbar, dass bei Penicillium die Secretion der Diastase durch die angewandten Nährlösungen nicht sistirt wird, ebenso nicht die Action der real vorhandenen Diastase, welche überhaupt erst durch concentrirtere Zuckerlösungen merklich beeinflusst wird[3]). Directe Versuche ergaben ausserdem das Fehlen der Diastase im Inneren des auf 2proc. Zuckerlösung cultivirten Penicillium.

Die ungleiche Reactionsfähigkeit erklärt vollkommen, dass mehrfach in Zuckerlösung eine kräftige Diastasebildung durch bestimmte Pilze und Bacterien beobachtet wurde[4]). Die positiven Resultate von Wortmann[5]) sind aber nicht maassgebend, weil mit einem Bacteriengemisch gearbeitet wurde. Bei den Phanerogamen scheint die Anhäufung der Spaltungsproducte nur in beschränktem

---

II. Abth., Bd. I, p. 482; Fernbach, Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, Bd. 4, p. 641. Vgl. Flügge, l. c., Bd. I, p. 209. — Beyerinck, Centralbl. für Bacter. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 226 (Kahmpilz).

1) Eine vorläufige Mittheilung gab ich in dem Sitzungsb. d. Sächs. Ges. d. Wissenschaft 1896, p. 513.

2) Beyerinck (Aliment photogène 1891, p. 28. Sep. a. Archiv. Néerlandais. Bd. 24) beobachtete, dass bei einigen Leuchtbacterien durch Zucker die Ausscheidung von Diastase, aber nicht die von proteolytischen Fermenten gehemmt wird.

3) Lit. bei Schleichert, Die diastat. Fermente 1893, p. 45; A. Meyer, Stärkekörner 1895, p. 66; Grüss, Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 399; Tammann, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1889, Bd. 3, p. 32.

4) Büsgen, Bericht d. Bot. Ges. 1885, p. LXVI; Krabbe, Jahrb. für wiss. Botan. 1890, Bd. 21, p. 564.

5) Wortmann, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1882, Bd. 6, p. 316.

Maasse die Production von Diastase herabzudrücken[1]). Da aber die Action dieses Ferments in der lebenden Zelle bei einer gewissen Anhäufung der Spaltungsproducte sistirt wird, so ist natürlich aus der Beschleunigung der Lösung von Stärke durch Wegführung der Producte (§ 93) kein Argument für eine regulatorische Diastasebildung zu entnehmen.

Stoffliche Einwirkungen. Da die Wirkung der Enzyme durch die Reaction des Mediums, sowie durch die Beigabe von Stoffen beschleunigt oder verlangsamt wird[2]), so vermag die Pflanze auch mit solchen Hilfsmitteln die Action der Fermente zu reguliren. So kommt z. B. Pepsin nur in angesäuerter, Trypsin nur in alkalischer Lösung zur Wirkung und in einem Gemische kann somit nur eines der beiden Enzyme activ sein. Ohne derartige Hemmnisse können aber zwei oder einige Enzyme gleichzeitig wirken und selbst die eiweissverdauenden Enzyme üben augenscheinlich nur in geringem Grade einen zerstörenden Einfluss auf andere Enzyme aus[3]).

Temperatur. Die Enzyme werden der Regel nach zwischen 60—70 C zerstört, doch dürften die in noch höherer Temperatur gedeihenden thermophilen Bacterien resistentere Enzyme bilden. Uebrigens wird die obere Temperaturgrenze in verschiedener Weise durch das Medium und die Zugabe anderer Körper verschoben. Bei solcher Sachlage muss natürlich jede Enzymwirkung bei einem gewissen Temperaturgrad ein Optimum erreichen. Nähere Angaben sind in den citirten Schriften von Ad. Mayer, A. Meyer, Schleichert, Flügge u. s. w. zu finden, — Angaben über den hemmenden Einfluss intensiven Lichtes sind nachzusehen bei: Green, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 372 Philosoph. transact. 1897, Bd. 144, p. 167; Fermi l. c. 1894, Bd. 16, p. 830; Linz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 279.

Methodisches. In der citirten Literatur sind die Methoden nachzusehen, die zur Erkennung der Enzyme durch ihre Wirkung benutzt werden. Auf der Wirkung basirt auch die Methode Beyerinck's[4]), in welcher das Auftreten des Productes durch die physiologische Reaction der Leuchtbacterien verfolgt wird. Neuerdings hat Grüss[5]) die Bläuung von Guajak-Wasserstoffsuperoxyd verwandt, um die Vertheilung der Diastase zu verfolgen. Doch ist diese Methode nur bei anderweitiger Controle anwendbar und nach Jacobson[6]) kann durch verschiedene Einflüsse die Guajakreaction ohne Zerstörung der diastatischen Wirkung aufgehoben werden.

Diastasen (Amylasen). Diese Enzyme sind sehr verbreitet und einzelne negative Befunde schliessen nicht aus, dass dieselben in jeder Pflanze formirt werden oder formirt werden können. Ob das Vorkommen und die Lösung der Stärke allgemein die Production von Diastase fordert und anzeigt, ist nicht definitiv entschieden. Jedenfalls ist die Diastase in den verschiedensten Pflanzen

1) Lit. Brown u. Morris, Botan. Ztg. 1892, p. 464; Grüss, Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 442.

2) Literat. bei Ad. Mayer, Die chem. Fermente 1882, p. 78; Schleichert, l. c., p. 69; A. Meyer, Stärkekörner 1895, p. 67; Flügge, l. c., p. 218. (Nach Bertrand [Compt. rend. 1897, Bd. 124, p. 1032] wirkt die Laicase nur bei Gegenwart von etwas Mangan.)

3) Ad. Mayer, l. c., p. 97; Fermi, Centralbl. f. Bacter. 1894, Bd. 15, p. 234. — Ueber Selbstverdauung vgl. § 78.

4) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 222.

5) Grüss, Bericht d. Bot. Ges. 1895, p. 2; Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 385.

6) Jacobson, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1892, Bd. 15, p. 340. (Pawlewski, Ber. d. chem. Ges. 1897, p. 1313.)

und Pflanzentheilen jederzeit oder doch in gewissen Entwickelungsphasen nachweisbar. Wir können nicht auf diese Erfahrungen eingehen, nach denen Diastase ebensowohl in jugendlichen, als in älteren Zellen und Geweben vorkommt oder fehlt, also je nach der Natur der Objecte erst in gewissen Entwickelungsphasen auftritt oder zunimmt. Dabei trifft eine solche Zunahme häufig, aber nicht immer mit dem Mobilisiren der Reservestärke zusammen. Einige diesbezügliche Thatsachen finden fernerhin Erwähnung (§ 109), doch müssen Einzelheiten über Vorkommen, Auftreten, Translocation u. s. w. in der einschlägigen Literatur nachgesehen werden[1]).

Da die diastatischen Enzyme auch auf die Lösung von Zellhaut berechnet sein können, darf es schon desshalb nicht überraschen, dass sie auch in Pflanzen und in Organen vorkommen, die nie Stärke bilden. Das trifft auch für Pilze zu, von denen jedenfalls sehr viele Diastase produciren. Immerhin mag es mit Anpassung an die Ernährungsweise zusammenhängen, dass bei zahlreichen Bacterien die Secretion von Diastase vermisst wird (§ 65).

Aus einem ähnlichen Verlauf der Lösungserscheinungen folgt nicht mit Nothwendigkeit, dass auch im Inneren des lebendigen Protoplasten die Stärke nur mit Hilfe von Diastase gelöst wird[2]). Warum aus den auftretenden Producten kein bestimmter Schluss gezogen werden kann, ist schon p. 473 angedeutet. Ferner sagen die Erfahrungen über das Lösen und Wiederbilden zunächst nur aus, dass es sich um antagonistische Processe handelt, die regulatorisch gelenkt werden (§ 53, 54, 55, 92).

Bei den specifischen Verschiedenheiten der Diastasen handelt es sich in jeder Eintheilung nur um Aufstellung von Typen. Als solche hat Beyerinck (l. c. p. 268) Glukase, Maltase und Granulase unterschieden[3]). Von diesen wird bei dem nicht weiter zu besprechendem Abbau der Stärke als Endproduct Dextrose nur durch die Glukase gebildet. Die beiden anderen erzeugen dagegen Maltose, unterscheiden sich aber dadurch, dass die Maltase Erythrodextrin, die Granulase aber Isomaltose als Zwischenproduct liefert. Zuweilen kommen alle drei Diastasen in derselben Pflanze vor, doch enthalten dann nicht selten z. B. Embryo und Endosperm verschiedenartige Diastasen (Beyerinck, Grüss, Linz l. c.). Ebenso erzeugen die Pilze sicher nicht nur eine Diastaseart und voraussichtlich bilden die Bacterien auch solche Diastasen, die am besten in schwach alkalischer Lösung wirken. Ueberhaupt werden sich bei einem vergleichendem Studium der Wirkung auf verschiedene Stärkekörner und Zellwandungen voraussichtlich noch weitere Differenzen der einzelnen Diastasen ergeben. Möglicher Weise dient auch die Herstellung von Verbindungen dazu, die diosmotischen und übrigen Eigenschaften der Diastasen zu modificiren.

Zellhautenzyme. Offenbar werden im Dienste der Pflanze vielfach Enzyme dazu benutzt, um Lösung, Verschleimung u. s. w. von Zellwänden herbeizu-

---

1) Schleichert, Das diastat. Ferment der Pflanzen 1893; A. Meyer. Unters. über die Stärkekörner 1895, p. 212; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. 1, p. 197, und die an diesen Stellen cit. Lit. Ausserdem z. B. Green, Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 84; Grüss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 379, und Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 385; Beyerinck, Centralbl. für Bacteriol. 1893, II. Abth., Bd. I, p. 221. 265, 328; Linz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 265. — Vgl. auch § 70, 82.

2) Ueber Lösung der Stärke durch Diastase etc. vgl. Schleichert, l. c., p. 31; A. Meyer, l. c., p. 96, 227; Grüss, l. c., u. Beiträge z. Botanik von Fünfstück 1895. Bd. I, p. 295.

3) Vgl. auch d. Referat in Annal. d. l'Institut Pasteur 1895, Bd. 9, p. 50, 121, 214.

führen. Das geschieht unter anderem bei dem Eindringen der Pilze und anderer Parasiten, die ihren Weg sogar durch resistente Cellulose, theilweise sogar durch verholzte und cuticularisirte Wandungen finden, sowie bei der Cellulosegährung. Ferner werden im Inneren der Pflanze nicht nur die als Reserve deponirten Hemicellulosen, sondern unter Umständen auch typische Cellulosewandungen gelöst (Copulation, Zellfusionen)[1].

Einem nähern Studium sind diese sicherlich verschiedenartigen Enzyme noch nicht unterzogen und es ist fraglich, inwieweit alle oder gewisse diastatische Enzyme alle oder bestimmte Zellwandungen angreifen. Da ein Erfolg vielleicht von bestimmten Bedingungen und stofflichen Combinationen abhängt, so darf insbesondere den negativen Resultaten der oft nur beiläufigen Versuche kein grosser Werth beigelegt werden. Auf Cellulose scheint diejenige Diastase nicht zu wirken, welche nach Grüss gewisse Reservecellulosen spaltet[2]. Dagegen soll die aus Gerstenmalz dargestellte Diastase nach Brown und Morris[3]) umgekehrt Cellulose angreifen und Reservecellulose intact lassen. Bei der specifischen Eigenheit der Enzyme ist es ebenso möglich, dass, wie de Bary[4]) angiebt, das Enzym von Peziza sclerotiorum, welches die Zellwandungen energisch löst, keine Veränderung des Stärkekleisters hervorruft.

Invertine und Glycosidenzyme. Fasst man als Invertine oder Invertasen die Enzyme zusammen, welche lösliche Di- und Polysaccharide spalten, so sind nach der Wirkungsweise verschiedene Invertine zu unterscheiden. Schon Saccharomyces cerevisiae producirt neben dem diosmirenden Invertin, das Rohrzucker in Dextrose und Laevulose zerlegt, ein nur schwer ausziehbares Ferment, das ausserdem die Maltose zerspaltet[5]). Beide lassen aber den Milchzucker intact, während das Ferment von Saccharomyces Kefir (die Lactase) den Milchzucker und ebenso die Saccharose in die Componenten spaltet[6]). Dagegen wird durch Emulsin wohl der Milchzucker, nicht aber der Rohrzucker und die Maltose zerlegt[7]). Weiter wird z. B. Inulin nicht von dem Invertin der Bierhefe, wohl aber von der sogenannten Inulase der Compositen gespalten[8]). Aber selbst für typische Saccharose-Invertine verschiedener Organismen konnte Fernbach[9]) gewisse Eigenthümlichkeiten constatiren.

Ohne Frage wird also durch vergleichende Studien über den Wirkungsbereich und die Wirkungsweise eine noch grössere Zahl verschiedener Inver-

1) Vgl. § 65, 82, 83, 84. — Ueber die Ausnutzung von Holzwandungen durch Pilzfäden siehe R. Hartig, Lehrbuch d. Baumkrankheiten II. Aufl., p. 51. — Vgl. auch Green, l. c., p. 93.

2) Grüss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 408, Bibliotheca botan. 1896, Heft 39, p. 13. Das auslaugende Lösen der aus verschiedenen Hemicellulosen bestehenden Reservecellulose ist hier nachzusehen.

3) Brown u. Morris, Bot. Ztg. 1892, p. 464. (Reinitzer, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1897, Bd. 23, p. 208.)

4) de Bary, Bot. Ztg. 1886, p. 419, 422.

5) E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1895, p. 1433. — Ueber Invertine u. ihr Vorkommen vgl. Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., p. 202.

6) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1890, Bd. 6, p. 44; E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1894, p. 2991, 3481.

7) E. Fischer, l. c. 1894, p. 2990; 1895, p. 1431.

8) Green, Annals of Bot. 1888, Bd. I, p. 223; 1893, Bd. 7, p. 89. Nach E. Fischer (l. c. 1894, p. 2988) wirkt Invertin nicht. Die Spaltung des Inulins durch einige Schimmelpilze beobachtete Bourquelot, Compt. rend. 1893, Bd. 106, p. 1143. Vgl. auch § 82.

9) Fernbach, Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, Bd. 4, p. 641.

tine bekannt werden. Natürlich ist nicht allein die Wirkung auf lösliche Polysaccharide zu berücksichtigen, nach der die die Maltose zerspaltende Glukase (Diastase) ebenfalls zu den Invertinen gehört, sowie auch das Emulsin, das eben nicht allein auf Amygdalin wirkt. Ohnehin sind Stärke, Cellulose gleichfalls Polysaccharide, sowie auch die Glycoside und esterartigen Verbindungen der Kohlenhydrate mit anderen Gruppen (§ 87). Es wird also zu erwägen sein, ob es nicht vortheilhaft ist, die Glycosid-Enzyme den Invertinen zuzurechnen. Nur aus Zweckmässigkeitsgründen lässt sich eine Unterscheidung von Diastasen (am besten mit Einschluss der Zellhautenzyme) und Invertinen vertheidigen. Denn in Hinsicht auf die Spaltung der Maltose gehört die Glukase auch zu den Invertinen und vermuhtlich wird es auch Diastasen geben, welche zugleich die Fähigkeit besitzen, den Rohrzucker zu invertiren[1]). Durch eine Differenz in der Wirkung wird natürlich immer eine Verschiedenheit in der chemischen Structur angezeigt, die u. a. auch darin zum Ausdruck kommt, dass bei den Zerspalten des Amygdalins durch Hefeinvertin keine Blausäure auftritt (§ 87).

Invertine werden nicht von allen Pflanzen erzeugt und speciell ein den Rohrzucker zerspaltendes Enzym scheint in den meisten höheren Pflanzen[2]), auch in solchen zu fehlen, die Rohrzucker verarbeiten. Ferner geht vielen Schimmelpilzen ein Saccharoseenzym ab, das Fermi nur in einzelnen Bacterien auffand (§ 65). Vielleicht hängt dieses damit zusammen, dass es einer vorbereitenden Zerspaltung der Saccharose nicht bedarf, da diese direct ihren Weg in den verarbeitenden Protoplasten findet. Um so mehr ist es beachtenswerth, dass speciell die Alkoholgährung ohne Inversion des Rohrzuckers unmöglich ist (§ 103). Da aber bei Mangel von Invertin auch bei Saccharomycesarten die hydrolytische Spaltung des Rohrzuckers unterbleibt, so wird damit angezeigt, dass der lebendige Protoplast selbst dann nicht eine Invertirung des Rohrzuckers anstrebt, wenn er diesen zur Ernährung benutzt. Eine Invertirung wird in der lebendigen Zelle ferner nicht durch organische Säuren erreicht, denn sogar in dem sehr stark sauren Zellsaft der Citrone (§ 85) findet und erhält sich eine erhebliche Menge Rohrzucker[3]). Ebenso bleibt in ruhenden Reservestoffbehältern das Inulin in dem sauren Zellsaft unverändert.

Weiteres über diese u. a. Invertine, sowie über einige Glycosidenzyme ist z. B. bei Flügge (l. c.) und bei Green (l. c.) zusammengestellt (vgl. auch § 87). Bei Flügge (l. c. p. 211) ist auch das Harnstofferment (Urase) berücksichtigt, welches einige Bacterien produciren (vgl. auch § 102). Der Spaltung des Tannins durch Pilze und der noch hypothetischen Pectase wurde schon an anderer Stelle gedacht.

Oelfermente (Steapsine). Nach Sigmund[4]) sollen Enzyme dieser Art in den höheren Pflanzen verbreitet sein und durch dieselben dürfte wohl auch

---

1) Sicherlich invertiren nicht alle Diastasen. Auch zerspalten verschiedene Pilze mit kräftiger diastatischer Wirkung den Rohrzucker nicht. Einige Beispiele § 65 und Flügge, l. c.

2) Lit. bei Baranetzky, Die stärkeumbildenden Fermente 1878, p. 62; Green, l. c., p. 90.

3) Nach Buignet (cit. Sachsse, Chemie d. Kohlenhydrate etc. 1877, p. 218 sind 28 Proc. des in der Citrone enthaltenen Zuckers Rohrzucker.

4) Sigmund, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1891, I. Abth., Bd. 50, p. 328; 1892, I. Abth. Bd. 51, p. 549. — Siehe auch Neumeister, Physiol. Chem. 1893, Bd. I, p. 84. — Krauch (Versuchsstation 1879, Bd. 23, p. 103) suchte in den Pflanzen vergeblich nach Fettfermenten.

die extracellulare Zerspaltung der Fette bewirkt werden, welche Pilze nach den Beobachtungen R. H. Schmidt's[1]) hervorrufen. Immerhin ist noch fraglich, inwieweit bei der Verarbeitung der Fette in der Pflanze die fettspaltenden Enzyme mitwirken (§ 82). Diese sollen nach Sigmund auch gewisse Glycoside zerlegen und umgekehrt sollen Emulsin und Myrosin fettspaltende Eigenschaften besitzen.

Eiweisszerspaltende Enzyme (peptonisirende, proteolytische Fermente). Aus § 65 ist zu ersehen, dass solche Enzyme besonders von vielen Bacterien (Trypsin), von manchen Pilzen und von fleischfressenden Phanerogamen (Pepsin) secernirt werden[2]). Während in diesen Fällen die Bedeutung der Fermente für Gewinnung von Nahrung, für Durchbohrung von Chitinhäuten u. s.w. klar hervortritt, ist noch unbekannt, welche Bedeutung das peptonisirende Enzym (Papain) hat, das sich in ziemlicher Menge in dem Milchsaft von Carica papaya, Ficus carica, Cucumis utilissimus, Ananassa sativa u. s. w. findet[3]). Da aber nach den Untersuchungen Neumeister's[4]) viele höhere Pflanzen nie ein proteolytisches Enzym erzeugen, ist ein solches nicht allgemein für die Nutzbarmachung und Verarbeitung der magazinirten oder neugebildeten Proteinstoffe nothwendig. Doch scheint aus einem Theile dieser Eiweissstoffe Pepton mit Hilfe von Pepsin da gebildet zu werden, wo dieses Ferment, wie bei Gerste, Mohn, Rübe, Mais u. s. w. beim Keimen der Samen auftritt. Indess wurde Pepsin z. B. in Lupine, Wicke, Erbse, Roggen, Hafer stets vermisst. Das Pepton, welches auch in diesen Pflanzen entsteht, in einigen auch in gewisser Quantität im Samen deponirt wird, muss also durch anderweitige Stoffwechselprocesse erzeugt werden. Zu gleichem Schluss kamen wir bereits (§ 81) in Bezug auf die Abspaltung von Amiden, die ohnehin nicht bei der Pepsinverdauung auftreten.

In Anpassung an die Lebensweise erzielt das Enzym der meisten Bacterien, analog wie das animalische Trypsin, nur in alkalischer oder neutraler Lösung Verdauung[5]). Dagegen wirkt das Enzym von Nepenthes, Drosera u. s. w. wie das Pepsin des Magensaftes nur in Verband mit Säure. Speciell das Papain oder Papayotin genannte Ferment der Milchsäfte spaltet Proteinstoffe besonders in alkalischer und neutraler, aber vielleicht auch in schwach saurer Lösung[6]) und noch weniger scheint das Enzym von Penicillium[7]) durch Säure beinflusst zu werden. Jedenfalls produciren auch die vegetabilischen Organismen ungleich-

---

1) R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 304, 312.

2) Vgl. auch Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., p. 207; Lafar, Technische Mykologie 1897, Bd. I, p. 268.

3) Vgl. Hansen, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1887, Bd. 3, p. 266; Green Annals of Botany 1893, Bd. 7, p. 107. Die Lit. ist an diesen Stellen citirt.

4) Neumeister, Zeitschr. f. Biolog. 1894, Bd. 30, p. 447. Hier ist auch die ältere Lit. nachzusehen. Ueber das Vorkommen von Peptonen vgl. ausserdem E. Schulze, Journal f. Landwirthschaft 1881, Bd. 29, p. 285; Versuchsstat. 1882, Bd. 27, p. 358; Journal f. prakt. Chem. 1885, Bd. 32, p. 449; Frankfurt, Versuchsstat. 1896, Bd. 47, p. 466. — Reinke, Unters. a. d. Bot. Laborat. zu Göttingen 1881, Heft 2, p. 52 (Aethalium).

5) Fermi, Centralbl. f. Bact. 1891, Bd. 10, p. 404. Vgl. ferner Flügge; Lafar, l. c. Ein ähnliches Enzym enthalten nach Hjort (Centralbl. für Physiol. 1896, Bd. 10, p. 192) Agaricus ostreatus und Polyporus sulphureus.

6) Vgl. Neumeister, Physiol. Chem. 1893, I, p. 192; Sharp, Chem. Centralblatt 1894, I, p. 312. — Aehnliche Eigenschaften scheint das Enzym in Aethalium zu haben. Vgl. Celakovsky, Flora, Ergänzgsbd. 1892, p. 225.

7) Hansen, Flora 1889, p. 88; Bruhne (Zopf's Beiträge 1894. I, p. 26) für Hormodendron.

artige proteolytische Enzyme. Natürlich wird nur der Versuch entscheiden können, ob auch von den pflanzlichen Pepsinen die Spaltung durch Albumosen nur bis zu Pepton, von den Trypsinen aber weiter bis zu Amiden u. s. w. durchgeführt wird[1]) und ob nur von den letztgenannten Enzymen Nucleine angegriffen werden[2]).

Ein Labferment, das die Gerinnung der Milch bewirkt, wird von gewissen Bacterien und auch von manchen höheren Pflanzen erzeugt. Die Bedeutung dieses Enzymes für die Pflanze ist noch unbekannt. Literatur: Flügge l. c. p. 209; Lafar l. c. p. 209; Green, Annals of Bot. 1893, Bd. 7, p. 112; Bruhne, Beitr. z. Physiol. Morphol. v. Zopf. 1894, IV, p. 27.

§ 92. Aeussere Einflüsse.

In einem analogen Sinne wie die Gesammtthätigkeit ist natürlich der Stoffumsatz von der Aussenwelt abhängig, und wie aus dem schon Mitgetheilten zu ersehen ist, fällt je nach den Aussenbedingungen nicht nur die Ausgiebigkeit des Umsatzes, sondern auch die relative Menge, theilweise auch die Qualität der Producte verschieden aus. Solche Verschiebungen sind sehr gewöhnlich nur durch eine nähere Untersuchung zu constatiren, da es sich nur selten um Producte handelt, die wie die Farbstoffe (vgl. § 88) unmittelbar hervortreten. Jedoch ermöglichen u. a. der Consum und die Secrete eine Controle des Verlaufes der Athmung und Gährung (Kap. IX). Ferner sind Wachsen, Leuchten u. s. w., überhaupt alle vom Stoffwechsel abhängigen Leistungen durch ihre Variation zugleich Zeugen für eine Veränderung in der Stoffwechselthätigkeit.

Die Partialfunctionen werden aber nicht in gleichem Maasse und nicht immer in gleichem Sinne beeinflusst. So steigt z. B. die Athmung dauernd mit der Temperatur (§ 104), während das Wachsthum und die speciell für dieses nothwendigen Stoffproductionen mit Ueberschreitung eines Optimums retardirt oder ganz sistirt werden. Ebenso kann bei Fortdauer der Lebensthätigkeit die Production von Farbstoffen, Giften, Enzymen völlig aufgehoben werden. Eine solche Ausschaltung ist aber nur für Processe möglich, die nicht unbedingt nothwendig für den allgemeinen Betrieb sind, welcher z. B. nach der Sistirung der Athmung zum Stillstand kommt.

In principieller Hinsicht ist die Abhängigkeit und die Beeinflussung der Thätigkeit von der Aussenwelt in Kap. I erörtert und unter gleichzeitiger Bezugnahme auf die schon mitgetheilten Thatsachen kann es sich in Folgendem nur um einige allgemeine Betrachtungen und Ausmalungen handeln. Aus den Erörterungen in Kap. I ergiebt sich auch unmittelbar, dass und warum die Nährstoffe nicht allein für Bau und Betrieb, sondern ausserdem in mannigfacher

---

1) Vgl. Neumeister, Physiol. Chem. I, p. 107, 187, 200. — Ueber Differenzen des animalischen Pepsins siehe auch Wroblewski, Zeitschrift für physiol. Chemie 1895, Bd. 21, p. 18.

2) Neumeister, l. c., p. 129; Popoff, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1894, Bd. 18, p. 539.

und oft in verwickelter Weise als Reizmittel in Betracht kommen. Ausser den Nährstoffen wirken andere Körper vielfach hemmend oder fördernd auf die Gesammtthätigkeit oder auf einzelne Functionen. Analog influirt die Temperatur in verschiedenem Sinne, ebenso das Licht, welches vielfach Reizwirkungen erzielt, in einzelnen Fällen überhaupt erst die Aufnahme der Thätigkeit veranlasst und in der Kohlensäureassimilation die betreibende Energie liefert.

Mit dem Wechsel der Aussenverhältnisse wird die Thätigkeit der Pflanze im allgemeinen in eine neue Gleichgewichtslage übergeführt, in der sie so lange verharrt, als die inneren und äusseren Bedingungen keine Verschiebung erfahren. Ob für diesen Zustand die Constanz eines Productes durch die Gleichheit von Production und Consum, oder durch die Einstellung der Production erzielt wird, kann nur von Fall zu Fall entschieden werden. Für eine jede Verbindung, die dauernd in den Stoffwechsel gerissen wird, ist natürlich eine äquivalente Nachschaffung unerlässlich, während die Production endlich eingestellt werden muss, sofern ein Körper intact in der Pflanze verharrt. Dieses trifft z. B. für Farbstoffe, Gifte, Enzyme u. s. w. zu, die zudem in sehr evidenter Weise lehren, dass die Pflanze durch äussere Verhältnisse dazu gebracht werden kann, die Production gewisser Stoffe gänzlich aufzugeben (§ 87—91). Andererseits ist mit der bedingungsweisen Integrität des von einem Pilze nicht erzeugten Glycerins erwiesen, dass dieser Körper trotz seiner Plasticität unter Umständen völlig intact bleibt (§ 67). Ohne Frage ist mit dem selbstregulatorischen Walten vielfach die völlige Schonung oder die Einstellung der Bildung gewisser plastischer Producte verknüpft. In diesen Erwägungen ist also durchaus nicht unmöglich, dass die Stärkekörner, die Zellwände u. s. w., die uns intact erscheinen, in Wirklichkeit in dieser Constanz durch ein continuirliches Spiel von Lösen und Wiederbilden erhalten werden. Ebenso ist noch unentschieden, ob die Erhaltung einer bestimmten Ansäuerung in und durch gewisse Pflanzen durch die Gleichzeitigkeit von Zerstören und Bilden oder durch die regulatorische Einstellung der Säureproduction erzielt wird (§ 86). Letzteres ist freilich wahrscheinlich für die Salze der organischen Säuren, durch deren regulatorische Nachbildung die Constanz des Turgors in wachsenden Zellen erhalten wird. Evident wird ja auch durch das bedingungsweise Auftreten oder Ausbleiben der nicht wieder schwindenden Wachsthumserfolge demonstrirt, dass facultative Bildungsfähigkeiten nicht immer in Anspruch genommen und unter Umständen zu ewigem Schlummer verbannt sind (§ 4). Will man aber zur Versinnlichung der Gleichgewichtslage die Aequivalenz von Production und Zerstörung benutzen, so darf man nicht vergessen, dass auch bei der theoretischen Zerlegung einer Bewegung oder Gleichgewichtslage in Componenten nicht die Realität der supponirten Thätigkeiten und Kraftlinien vorausgesetzt ist.

Augenscheinlich wird z. B. bei einem ansehnlichen Temperaturwechsel der Uebergang in die neue Gleichgewichtslage schnell und ohne grössere Störungen vollbracht. Eine solche tritt indess z. B. deutlich bei sehr weitgehender Reduction der Sauerstoffpressung hervor und es bedarf einiger Zeit, bevor die Pflanze sich durch Verminderung der Athmungsthätigkeit den neuen Verhältnissen accommodirt hat (§ 100). Eine analoge Uebergangsreaction wird sich vermuthlich abspielen, wenn man die Zufuhr der Nahrung plötzlich so weit reducirt, dass die bisher angestrebte und realisirte Umsatzthätigkeit nicht mehr voll befriedigt

wird. Voraussichtlich wird weiterhin die accommodirte Pflanze nicht nur langsamer wachsen, sondern auch im ganzen ökonomischer arbeiten, als es zu Zeiten des Ueberflusses der Fall war. (Ueber Luxusconsumption vgl. § 73.) Der Regel nach handelt es sich in diesen und anderen Fällen um Reactionen und Accommodationen, die mit der Rückkehr in die früheren Verhältnisse wieder ausklingen. Indess können durch äussere Eingriffe einzelne Eigenschaften von Bacterien permanent, also derart verschoben werden, dass gewisse Stoffe (Farbstoffe, Gifte u. s. w.) überhaupt nicht mehr producirt werden (§ 5, 88, 89).

Temperatur. Aus der Bedeutung der Temperatur als formale Bedingung ergiebt sich ohne weiteres, dass das Ausmaass der Umsetzungen in erster Linie durch die Verschiebung der Actionsfähigkeit des Organismus und mehr nebenbei durch die directe Beeinflussung der chemischen Processe durch die Temperatur regulirt wird. Die für letztere maassgebende Curve stimmt desshalb im allgemeinen nicht mit der physiologischen Reactionscurve überein, welche zumeist erst bei einer höheren Temperatur als die chemische Curve anfängt und der Regel nach mit steigender Temperatur (jenseits des Optimums) wieder abfällt, während die rein chemische Curve weiter ansteigt[1]). Analoge Beziehungen gelten übrigens auch in Bezug auf andere formale Bedingungen, also z. B. für Licht und Turgescenz.

Als ein Erfolg der ungleichen Beeinflussung zweier Processe durch die Temperatur sei hier noch auf das Süsswerden der Kartoffel hingewiesen, das sich bei Aufbewahrung zwischen 0—6 C als eine Folge der gesteigerten Bildung von Zucker einstellt, der über 10 C wiederum in Stärke zurückverwandelt wird[2]). Weit schneller erfahren solche Umwandlungen die Reservestoffe der sogenannten Stärkebäume (Tilia, Betula u. s. w.). Denn wenn diese im Winter in ein warmes Zimmer gebracht sind, wird in der Rinde in einigen Stunden reichlich Stärke u. s. w. gebildet, aus der in der Kälte wieder Zucker entsteht[3]). Durch den Wechsel der Temperatur lässt sich diese wechselseitige Umwandlung wiederholt herbeiführen. Ueberhaupt scheint bei Pflanzen nicht selten in dem der niederen Temperatur entsprechenden Gleichgewichtszustand eine grössere Menge von Zucker (vielleicht auch von anderen löslichen Stoffen) als bei höherer Temperatur vorhanden zu sein[4]).

Stoffliche Einflüsse. Die Gesammtthätigkeit und einzelne Functionen werden bekanntlich in mannigfachster Weise durch Qualität und Quantität der Nährstoffe und Nährstoffgemische, sowie durch die eigenen Producte beeinflusst, deren selbstregulatorisches Wirken in § 93 Berücksichtigung findet. Nicht minder influiren aber auch die nicht ernährenden Körper auf die Stoffwechselthätigkeit und es ist schon mitgetheilt (§ 64, 66), dass giftige Stoffe in submaximaler Dosis vielleicht allgemein eine Beschleunigung der Thätigkeit veranlassen, die auch in einer Steigerung der Athmung und Gährung zum Ausdruck kommt (§ 104). Ausserdem spielen offenbar chemische Reizwirkungen durch bestimmte Stoffe eine ausgedehntere Rolle, als es derzeit bekannt ist.

---

1) Näheres in den Lehrbüchern der physikalischen Chemie. Ueber die Veränderung der chemischen Reactionen bei sehr tiefen Temperaturen vgl. R. Pictet, Compt. rend. 1892, Bd. 115, p. 814.

2) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1883, Bd. 11, p. 751; 1885, Bd. 14, p. 851.

3) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 112 (vgl. § 109).

4) Beispiele bei H. Müller-Thurgau, l. c. 1883, p. 787; Copeland, Einfluss von Licht u. Temp. a. d. Turgor 1896, p. 5; Rosenberg, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 337; Lidforss, ebenda 1896, Bd. 68, p. 33.

Mutualistische und antagonistische Beeinflussung der Organismen. In allgemeinen Zügen wurde schon hervorgehoben, dass der ganze organische Kreislauf, so wie das friedliche und feindliche Ineinandergreifen der Organismen in erster Linie durch das Nahrungsbedürfniss, also durch stoffliche Verhältnisse beherrscht wird[1]). Neben Darbietung und Entzug von Nährstoffen und den damit erzielten Veränderungen des Nährbodens und der Umgebung, spielt vielfach die specifische Wirkung bestimmter Producte und Secrete eine Rolle in diesen Verhältnissen, in welchen der Enderfolg im allgemeinen aus mannigfachen und veränderlichen Bedingungen resultirt. Unter diesen kommt insbesondere bei Pilzen, Bacterien und manchen niederen Organismen für die Eroberung und Behauptung des Terrains gegenüber Concurrenten häufig die Secretion von Producten in Betracht. Auch dienen, so gut wie bei der Giftschlange, zuweilen giftige Secrete dazu, durch Tödtung anderer Organismen eine ausnutzbare Beute zu gewinnen. Angriffswaffen, die es dem Parasiten ermöglichen, sich einen Weg in den auszubeutenden Wirth zu bahnen, sind u. a. auch die zellhautlösenden Enzyme. In der mutualistischen Symbiose werden aber, analog wie zwischen den Organen einer Pflanze, stoffliche Beeinflussungen erzielt, die zu beiderseitigem Vortheil ausschlagen.

Natürlich vermögen schon die normalen und unvermeidlichen Secrete andere Organismen zu beeinträchtigen. So wirkt Alkohol, von dem gewisse Saccharomycesarten bis gegen 14 Proc. vertragen, auf viel andere Organismen schon bei 2—5 Proc. schädlich oder tödtlich (§ 103). Ferner sind die meisten Bacterien und manche andere Organismen gegen freie Säuren empfindlich und Pilze, die solche reichlich produciren und vertragen, unterdrücken und tödten demgemäss die Bacterien[2]). Dieserhalb gelangen bei gleichzeitiger Aussaat von Spross- und Spaltpilzen in einer angesäuerten Zuckerlösung die Sprosspilze zur Herrschaft, während bei Verwendung einer alkalischen oder neutralen Lösung sehr gewöhnlich die sich schnell vermehrenden Bacterien obsiegen und die Hefezellen unterdrücken[3]).

Das endliche Resultat hängt in diesen und anderen Fällen von den specifischen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten der Organismen, sowie von dem Complex der Aussenbedingungen, also von verschiedenen variablen Factoren ab. So werden z. B. je nach den Ernährungs- und Culturverhältnissen organische Säuren (§ 86), sowie specifische Gifte in ungleicher Quantität producirt und wir haben gehört, dass die Fähigkeit der Gifterzeugung sogar gänzlich unterdrückbar ist. Somit sind also Angriffs- und Vertheidigungsmittel, aber ebenso andere Eigenschaften veränderlich. Zum Beispiel wurde (§ 65) darauf hingewiesen, dass ein Parasit nur unter bestimmten Bedingungen seinen Weg in die Wirthspflanze findet. Zum Eindringen in diese kann man aber auch viele andere Pilze veranlassen, die sich nicht behaupten. Vermutlich reicht schon die zumeist saure Beschaffenheit der Pflanzensäfte aus, um die Vermehrung der injicirten Bacterien zu hemmen und deren allmähliches Absterben

1) Vgl. § 51, 64, 65, 76. In diesem Buche kann naturgemäss nicht näher auf die hierher gehörigen interessanten und verwickelten Beziehungen eingegangen werden.

2) Vgl. § 85. Wehmer, Beiträge z. Kenntniss einheimischer Pilze 1893, p. 69; 1895, p. 143; Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 515.

3) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 31; Pasteur, Annal. d. chim. et d. physique 1858, III. sér., Bd. 52, p. 415. — Nach eigenen Erfahrungen wird die antagonistische Wirkung nur durch Producte, also nicht durch eine mit der Gährthätigkeit verknüpfte Molecularerschütterung erzielt.

zu veranlassen[1]). Indess kommt auch directe Tödtung durch die Stoffwechselproducte zu Wege. Auch verhindern giftige Milchsäfte das Eindringen pflanzlicher Parasiten.

In der Pflanze ruft aber jeder Eingriff in mehr oder minder hohem Grade Gegenreactionen hervor, die ebenfalls für den Erfolg von Bedeutung sind. So gewöhnt sich u. a. die Pflanze allmählich an höhere Concentrationen (§ 73) und, wie das Thier, auch an höhere Dosen von Giften (Bd. II). Schon dieserhalb ist es nicht einerlei, ob von dem Antagonisten ein gewisses Quantum eines Giftes in kurzer oder langer Zeit producirt und secernirt wird. Bei langsamer Giftproduction steht zudem dem angegriffenen Organismus eine grössere Zeit zur Verfügung, um nötigenfalls durch Verarbeitung oder Bindung eine schädliche Anschwellung der Giftmenge zu verhindern. In der That dürfte unter solchen Umständen in gewissen Fällen die von dem Angreifer ausgeschiedene Oxalsäure durch Verarbeitung oder durch Bindung an Basen unschädlich gemacht werden. Ferner haben wir früher (§ 16) vernommen, dass z. B. Methylviolett unvermeidlich den Tod herbeiführt, wenn es sich in verhältnissmässig geringer Menge in dem Protoplasma ansammelt, während bei sehr weitgehender Verdünnung allmählich erhebliche Quantitäten des Farbstoffs den Protoplasten passiren und in dem Zellsaft in einer nicht diosmirenden und deshalb unschädlichen Verbindung fixirt werden.

Ausser solchen directen Vertheidigungsmitteln fallen ferner die Rückwirkungen gegen den Angreifer in das Gewicht. Denn auch dieser ist ein reactionsfähiger Organismus, dessen Angriffswaffen z. B. geschwächt werden, wenn durch die von dem angegriffenen Organismus ausgehenden Secretionen u. s. w. die Energie seiner Thätigkeit und seiner Giftsecretion eine Herabstimmung erfährt. Für alles dieses ist es auch von Bedeutung, dass durch das mutualistische und antagonistische Zusammenwirken Ziele erreicht und Stoffe erzeugt werden, die bei isolirtem Wirken und Schaffen nicht entstehen. Ich erinnere hier nur an die specifischen Stoffwechselproducte von Flechten und an die besonderen Producte, welche in Mischculturen von Bacterien auftreten[2]).

Es handelt sich also um verwickelte Verhältnisse, die bisher vorwiegend mit Rücksicht auf die animalischen Infectionskrankheiten behandelt wurden[3]). Ohne Frage wird aber für die Beurtheilung dieser Vorgänge ein näheres Studium der physiologischen Grundlagen von hoher Bedeutung werden. Uebrigens haben die Untersuchungen der Infectionskrankheiten nicht nur das primäre Vorhandensein von Toxinen und Antitoxinen erwiesen, sondern auch constatirt, dass durch Reactionen und Gegenreactionen in verschiedener Weise die Production von Angriffs- und Abwehrstoffen veranlasst wird. Ebenso sind die längere oder kürzere Zeit anhaltenden Immunisirungen Erscheinungen, die sich den mannigfachen transitorischen oder permanenten Nachwirkungen der inducirten physiologischen Reactionen anreihen (vgl. § 3).

---

1) Vgl. Zinsser, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 425.

2) Vgl. z. B. Nencki, Centralbl. f. Bact. 1892, Bd. 11, p. 225; Burri u. Stutzer, ebenda 1895, Abth. II, Bd. I, p. 354; Lafar, Techn. Mykolog. 1896, p. 80.

3) Vgl. u. a. Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 271; Buchner, Centralbl. f. Bact. 1893, Bd. 14, p. 235.

§ 93. Ausblick auf die Selbststeuerung.

Durch die specifischen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten, in Verbindung mit der wechselseitigen Beeinflussung der Organe des Ganzen und des Protoplasten wird die unerlässliche Selbststeuerung des Gesammtgetriebes und der Partialfunctionen erreicht. Diese Selbstregulation kommt schon darin allgemein zum Ausdruck, dass durch die Thätigkeit zugleich für die Continuität des Waltens und des Schaffens gesorgt wird, dass also auch die Aufnahme und die Auswahl eines jeden einzelnen Nährstoffes durch das Bedürfniss und den Umsatz gelenkt wird. Ebenso lehrt das ganze Heer der Correlationen, dass die Organe der Pflanze und des Protoplasten in gegenseitiger Verkettung und Abhängigkeit arbeiten und sich demgemäss in mannigfacher Weise regulatorisch beeinflussen. (Vgl. Kap. I, besonders § 4.)

Ein völliger Einblick in alle diese Verhältnisse ist ohne eine weitgehende Aufhellung des Lebensgetriebes unmöglich. Immerhin vermögen wir derzeit wenigstens eine gewisse Einsicht in das Wesen und die Causalität dieser Selbststeuerung zu gewinnen, die allgemein dadurch erreicht und ermöglicht wird, dass potentielle Fähigkeiten in verschiedenem Maasse, also nöthigenfalls gar nicht in Anspruch genommen werden (§ 4). Speciell in Bezug auf den Stoffwechsel möge es gestattet sein, wiederum an das Getriebe in einer chemischen Fabrik anzuknüpfen (p. 443), in welcher ebenfalls innerhalb der zur Verfügung stehenden Fähigkeiten je nach den obwaltenden Bedürfnissen und Verhältnissen die Production eines Körpers gesteigert oder vermindert, bezw. eingestellt wird, in der ferner die so veränderte Thätigkeit ebensogut wie im Organismus mehr oder minder weitgehend auf alle Vorgänge zurückwirkt, die mit den bestimmt gerichteten Operationen direct oder indirect verkettet sind. In diesem Sinne influirt auch die Modification einer oder einiger Partialfunctionen mehr oder minder auf das Ausmaass des generellen Betriebsumsatzes, der, wie das Feuer unter der Dampfmaschine und wie die physiologische Verbrennung im Organismus dauernd thätig sein muss, wenn nicht die Gesammtthätigkeit zum Stillstand kommen soll.

In diesen Processen entstehen unvermeidlich nicht weiter verarbeitbare Endproducte, deren Fortführung und Beseitigung unerlässlich ist, damit nicht durch die Anhäufung von Kohlensäure (oder von Alkohol und anderen Gährproducten) die fernere Thätigkeit unmöglich gemacht wird. Dagegen wird ein Körper, der zu Bauzwecken oder zu fernerer Verwendung in dem Stoffwechsel bestimmt ist, nicht secernirt und im allgemeinen nur bis zu einem bestimmten Grenzwerth, also bis zur Erreichung eines gewissen Gleichgewichtszustandes erzeugt. In Folge einer solchen regulatorischen Bildung kommt eine zu weitgehende Anhäufung, welche die übrige Thätigkeit lahm legen würde, selbst dann nicht zu wege, wenn der Consum dieses Productes gänzlich sistirt ist. Um dem stets und oft in sehr weiten Grenzen schwankenden Bedürfniss jederzeit gerecht werden zu können, ist es auch geradezu eine absolute Nothwendigkeit, dass die Production eines jeden einzelnen Stoffes durch die vorhandene Menge regulirt wird, dass die Störung des Gleichgewichts, oder wenn wir wollen, dass das Bedürfniss jedes-

mal diejenigen Processe erweckt oder beschleunigt, die auf Wiederherstellung des Gleichgewichts, auf Befriedigung des Bedürfnisses hinarbeiten.

Beispiele eines solchen regulatorischen Waltens sind an verschiedenen Stellen besprochen (vgl. § 77). Zu ihnen zählt auch die Regulation des Turgors in wachsenden Organen (§ 86), sowie die Anhäufung der Reservestoffe, die auch bei überreicher Nahrungszufuhr natürlich einen gewissen Grenzwerth nicht überschreitet. Ferner wird bekanntlich die Mobilisirung und die Wanderungsrichtung der Reservestoffe durch den Consum regulirt (§ 108). Wenn z. B. nach dem Entblättern eines Baumes ein zweites Austreiben von Knospen stattfindet, wandern nach diesen Verbrauchsorten, und zwar von fernher Reservestoffe, die andernfalls bis zum nächsten Frühjahr intact geblieben wären. Hierbei, wie in allen Fällen, in welchen in den abgebenden Zellen Stoffmetamorphosen zur Mobilisirung der Reservestoffe mitwirken, muss von Fall zu Fall entschieden werden, ob die Continuität des Umsatzes einfach durch dauernde Entziehung der kleinen Menge des vorhandenen und nachgebildeten diosmirbaren Materiales oder durch besondere Beeinflussungen von Seite der consumirenden Zellen erreicht wird.

Dass eine specifische Beinflussung der letztgenannten Art nicht immer nothwendig ist, ergiebt sich schlagend aus den Versuchen, die Hansteen[1]) und Puriewitsch[2]) in meinem Institut ausführten. Es gelang nämlich durch dauernde Entführung des diosmirenden Zuckers die isolirten Endosperme von Gräsern, die abgetrennten Cotyledonen von Phaseolus u. s w. zur Entleerung der Stärke, die einzelne Zwiebelschuppe von Allium cepa zur Abgabe der Glucose zu bringen u. s. w. Da aber eine 2—3proc. Zuckerlösung die Entleerung und die Umwandlung der Stärke sistirt, so tritt natürlich nur eine sehr beschränkte Stärkeumwandlung ein, wenn die Versuchsobjecte in eine sehr kleine Wassermenge eintauchen. Bei Darbietung von mehr Zucker wird sogar, wie Puriewitsch fand, die Wiedererfüllung der Endosperme, der Cotyledonen, der Zwiebelschuppen mit Stärke, bezw. mit Zucker herbeigeführt. Ebenso ist bekannt, dass die Clorophyllkörner vieler Pflanzen bei Zuführung von Zucker u. s. w. Stärke bilden, bei Ueberfüllung der Zelle mit Assimilationsproducten aber die Kohlensäurezersetzung einstellen (§ 55). Zur Vermeidung solcher Hemmung genügt schon die Ableitung der Assimilate aus dem Chloroplasten. Ueberhaupt ist nicht zu vergessen, dass mit einer Speicherung der Umwandlungsproducte in dem Zellsaft oder in einer Nachbarzelle eine Entfernung aus dem Protoplasma, resp. der Zelle erreicht ist.

Ausser durch die Sistirung einer Function kann ein Körper bei Fortdauer der Thätigkeit dadurch vor dem Verarbeiten geschützt werden, dass eine andere Verbindung bevorzugt und durch diese das Bedürfniss leichter befriedigt wird. Derartige Electionsvorgänge wurden bereits in Bezug auf die von Aussen dargebotene Nahrung behandelt (§ 67) und bei dieser Gelegenheit ist schon hervorgehoben, dass solche Election und Deckung in dem ganzen internen Stoffwechselgetriebe eine hervorragende Rolle spielt. So bleibt z. B., wie sich aus dem bereits Mitgetheilten ergiebt, die Stärke bei reichlicher Zufuhr von Zucker

1) Hansteen, Flora 1894, Ergänzgsbd. p. 419.
2) Puriewitsch, Bericht d. Bot. Ges. 1896, p. 207. (Jahrb. f. wiss. Botan. 1897, Bd. 31, p. 1.) Vgl. § 109.

unberührt und bei genügender Zufuhr der geeigneten Nährstoffe wird wohl ein jeder Reservestoff vor der Verarbeitung geschützt werden können. Für den Organismus ist es aber andererseits von hoher Bedeutung, dass er bei eintretendem Mangel zur Conservirung seines Lebens alles irgend Zugängliche in den Stoffwechsel reisst, bis er endlich bei zu weitgehender Erschöpfung der Nahrung oder auch nur eines Nährstoffes durch Hunger zu Grunde geht (§ 78). Aus diesen Erfahrungen und Erwägungen ergiebt sich aber, dass aus der facultativen Verarbeitung eines Stoffes nicht auf dessen dauernden Umsatz geschlossen werden darf. (In Bezug auf Proteinstoffe vgl. § 80.) Ja selbst die zur Verarbeitung bestimmte Stärke bleibt unter Umständen völlig intact. Wenigstens für concrete Fälle ist es kaum zweifelhaft, dass jede Lösung der Stärke unterbleibt, dass sich also ihre Constanz nicht aus gleichzeitigem Zerstören und Wiederbilden ergiebt. Dass natürlich auch auf diese Weise eine Constanz erreichbar ist und in gewissen Fällen erreicht wird, kam schon in § 92 zur Sprache.

Diese und andere Stoffumsetzungen und Regulationen sind zwar im allgemeinen das Resultat verwickelter Reactionen und Operationen, in denen aber, wie ich[1]) wiederholt betonte, das Princip der chemischen Massenwirkung[2]) eine überaus hervorragende Rolle spielt. Denn da eine jede chemische Umsetzung und Reaction, die zunächst nur bis zu einem gewissen Grenzwerth fortschreitet, mit der dauernden Beseitigung eines der Producte, d. h. mit der fortwährenden Störung des Gleichgewichts continuirlich wird und endlich zu einer totalen Umsetzung führt, so ist der Pflanze Gelegenheit geboten, mit ihren Mitteln, also durch Verarbeitung, Bindung, diosmotische Entfernung u. s. w. eines oder einiger Producte eine den jeweiligen Bedürfnissen entsprechende Sistirung oder Fortführung jedes einzelnen Stoffwechselprocesses zu erreichen. Der Erfolg eines solchen continuirlichen Wirkens und Entfernens wird sehr anschaulich durch die allmähliche Zerlegung des gespeicherten gerbsauren Methylenblaus vor Augen geführt (§ 22). Ebenso wurde bereits hervorgehoben (§ 86), dass auf solche Weise das Salz einer starken Säure durch die schwächste Säure völlig zersetzbar ist.

Somit sind mit einer an sich geringfügigen und kaum nachweisbaren Reaction oder Dissociation in den langsamem, aber stetigem Schaffen des Organismus gewaltige Umsetzungen und Erfolge erzielbar. Indess bedarf es schon zur unerlässlichen Beseitigung der Producte der Mitwirkung der lebendigen Thätigkeit, und vielfach dürften unmittelbar durch letztere die partielle Reaction oder auch nur die Lockerungen des Verbandes geschaffen werden[3]), die eine Vorbedingung für die besagte Ausnutzung der Massenwirkung ist. Demgemäss ist,

---

1) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 163. Oxydationsvorgänge in lebend. Zellen, 1889, p. 463. Vgl. auch § 22.

2) Die chem. Bedeutung der Massenwirkung wurde besonders von Berthollet, erkannt. Vgl. Ostwald, Grundriss d. allgem. Chem. 1890, II. Aufl., p. 289.

3) Ueber die besonderen Eigenheiten und Einrichtungen der Zelle vgl. § 7 ff. In Kap. IV ist die Bedeutung der diosmotischen Eigenheiten behandelt. In § 12 wurde ferner auf die muthmassliche Bedeutung der Oberflächenenergie für Umsetzungen hingewiesen. Für die Umsetzungen als solche dürfte der osmotische Druck keine höhere Bedeutung haben. Vgl. Ostwald, Allgem. Chem. 1891, II. Aufl., Bd. I, p. 1014, 1043. — Ueber Reactionen in kleinen Räumen vgl. Liebreich, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1890, Bd. 5, p. 536; Budde, ebenda 1891, Bd. 7, p. 600.

wie es gar nicht anders sein kann, die chemische Massenwirkung ein einzelnes, allerdings sehr wichtiges Mittel und Glied in dem verwickelten Gesammtgetriebe.

Bei voller Würdigung dieser Verkettung ergiebt sich von selbst, dass es sich in den physiologischen Regulationen häufig nicht um einfache Massenwirkungen, sondern um complete Erfolge handelt, die aus den Reactionen des Organismus entspringen. Dieser wird eben durch die Störung des Gleichgewichts, also auch durch die unzureichende Masse des Productes veranlasst, die zur Regulation erforderlichen Modificationen der Thätigkeit in der Zelle und in ferngelegenen Organen einzuleiten. Durch diese Reactionen werden auch die Wachsthumsregulationen erzielt, die unmöglich ein directer Erfolg der chemischen Massenwirkungen sein können. Eine solche directe Wirkung ist indess vielfach schon in Hinsicht auf die Natur der Processe und der Producte ohne weiteres ausgeschlossen. Das gilt, um ein Beispiel zu nennen, für die regulatorische Einstellung und Wiederaufnahme der Diastaseproduction in Penicillium (§ 91). Ferner wird die Stärkeumbildung in Endospermen nicht allein durch das Reactionsproduct und zudem durch eine geringe Zuckeransammlung inhibirt, durch welche die Wirkung der Diastase noch nicht gehemmt wird (§ 91). Auch wurde bereits früher dargethan, dass es sich in dem electiven Stoffwechsel nicht einfach um eine directe Deckung nach Maassgabe der chemischen Verwandtschaft dreht[1]). Uebrigens giebt auch in der chemischen Fabrik das Bedürfniss nur den Anstoss, das fehlende und begehrte Präparat wiederum oder reichlicher zu erzeugen. Ferner wirkt z. B. die Menge des Wassers regulirend, gleichviel ob der sich hebende Schwimmer direct den Zufluss abschliesst oder einen elektrischen Contact herstellt, der in weiter Ferne den Abschluss des Wasserhahnes oder den Stillstand der pumpenden und zutreibenden Maschine veranlasst.

Diese und andere Regulationsthätigkeiten entspringen somit aus Reizreactionen und sind ebenso wie diese schwierig aufzuhellen. Ja es ist, wie immer, schon schwierig, die aus dem Innengetriebe entspringende Reizung zu präcisiren. Wird z. B. der Protoplast durch Plasmolyse veranlasst, sich mit einer neuen Zellhaut zu umkleiden (§ 84), so bleibt unbestimmt, ob etwa die Aufhebung der Anpressung an die Wandung oder ob die Veränderung der Oberflächenspannung oder ob ein anderes Moment als Reiz empfunden wird. Als solchen darf man in Bezug auf die Turgorregulation in wachsenden Zellen mit einiger Sicherheit die Senkung des osmotischen Druckes ansprechen[2]). Auch scheint es sich bei der Hemmung der Endospermentleerung etc. nicht oder doch nicht allein um einen specifisch chemischen Reiz zu handeln, da diese Entleerung nach Puriewitsch[3]) bei entsprechender Concentration durch verschiedene Verbindungen bewirkt wird. Für die Unterdrückung der Diastaseproduction in Penicillium ist dagegen die chemische Qualität von Bedeutung, da gewisse Zuckerarten besonders wirksam sind (§ 91). Im ganzen Innengetriebe werden ohne Frage in mannigfachster Weise chemische Reizwirkungen eingreifen, die von den normalen Producten oder gelegentlich von specifischen Reizstoffen ausgehen. Wo

---

1) § 67 u. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 240.
2) Pfeffer, Druck u. Arbeitsleistung 1893, p. 428.
3) Puriewitsch, Bericht d. Bot. Ges. 1896, p. 209.

solche benutzt werden, da sind sie indess, so gut wie die Enzyme, nur Mittel im Dienste des Organismus und es heisst geradezu das Wesen der Selbststeuerung verkennen, wenn man für diese mit Reinitzer[1]) allgemein specifische Ermüdungsstoffe fordert. Uebrigens ist hervorgehoben, dass schon eine Anhäufung der eigenen Producte eine Lähmung einzelner Functionen oder der Gesammtthätigkeit zur Folge hat. Ferner ist schon in § 92 der gegenseitigen Beeinflussung von Organismen durch Producte gedacht, die entweder dauernd formirt oder erst als eine Folge von Reactionen und Gegenreactionen gebildet werden.

Kapitel IX.

Athmung und Gährung.

§ 94. Vorbemerkungen.

Der Stoffwechsel hat nicht nur für die Herstellung der für den Aufbau und für andere Zwecke dienenden Verbindungen, sondern auch für die Gewinnung der nothwendigen Betriebskraft zu sorgen (§ 50, 77). Gedeihen und lebendige Thätigkeit sind demgemäss untrügliche Zeugnisse für einen zureichenden Betriebsstoffwechsel, der auch nach dem Auswachsen in jedem Organe, in jeder einzelnen Zelle thätig ist und thätig sein muss, zu dessen Erfüllung demgemäss in jedem lebensthätigen Protoplasten unablässig tiefgreifende Umlagerungen und Zertrümmerungen ausgeführt werden. Wie sich aber der Mensch Betriebskraft nicht nur durch die Verbrennung von Holz und Kohle, sondern auch durch Explosionen, durch die chemische Umsetzung des Schiesspulvers oder des Dynamits verschafft, wird auch in den Organismen die nöthige Betriebsenergie nicht allein durch die physiologische Verbrennung, durch die Sauerstoffathmung, sondern auch ohne Zuhilfenahme des freien Sauerstoffs durch entsprechende chemische Umlagerungen gewonnen[2]).

Zu solchem anaeroben Leben sind nach unseren derzeitigen Kentnissen nur bestimmte Arten von Bacterien und Pilzen befähigt. Diese Erfahrungen genügen aber, um das auch theoretisch ungerechtfertigte Dogma von der allgemeinen Unentbehrlichkeit der Sauerstoffathmung zu zerstören, eine Annahme, die einem nicht zu billigenden Generalisiren der Beobachtungen an höheren Organismen den Ursprung verdankt. Der alte Satz: ohne Athmung kein Leben besteht indess zu Recht, wenn man, wie es hier geschieht, als Athmung den auf die Gewinnung der allgemeinen Betriebsenergie berechneten Stoffwechsel bezeichnet. Je nachdem diese Betriebsenergie mit oder ohne Eingreifen des freien Sauerstoffs

1) Reinitzer, Bericht d. Bot. Ges. 1893, p. 531; Jäger, ebenda 1895, p. 70.
2) Vgl. Pfeffer, Studien z. Energetik 1892.

gewonnen wird, hat man dann Sauerstoffathmung (aerobe Athmung) und Spaltungsathmung (anaerobe Athmung, intramoleculare Athmung) zu unterscheiden.

In dem aeroben Betriebe der meisten höheren Pflanzen pflegt zwar nicht als das einzige, aber doch als das einzige dauernd auszuscheidende Endproduct (ausser Wasser) Kohlensäure aufzutreten. Diese Einschränkung ist indess nur als eine zweckentsprechende Befähigung und Anpassung anzusehen, denn in den höheren Thieren ist z. B. der Stoffwechsel mit einer Ausscheidung von Harnstoff verknüpft[1]) und in dem aeroben Betriebsstoffwechsel der Pilze und Bacterien werden vielfach anderweitige Producte (Essigsäure, Oxalsäure, Citronensäure. Ammoniak u. s. w.) erzeugt und secernirt. Mit dem anaeroben Betriebsstoffwechsel ist aber allgemein (neben Kohlensäure) die Entstehung verschiedener Endproducte verknüpft, deren Nichtbeseitigung und Anhäufung unvermeidlich eine Hemmung der Gesammtthätigkeit zur Folge haben (§ 77, 92). Sofern nun in dem aeroben oder anaeroben Stoffwechsel ausgedehnte Umwandlungen derart vollführt werden, dass ein grosser Theil des dargebotenen Stoffes durch Vermittlung und im Dienste der Lebensthätigkeit des Organismus in anderweitige Producte verwandelt wird, pflegt man von Gährung zu reden, die nach einem der Hauptproducte als Alkohol-, Buttersäure-, Essigsäuregährung u. s. w. bezeichnet wird (§ 103). Mögen immerhin in dem ausgedehnten Stoffumsatz der Oxydationsgährungen oder Spaltungsgährungen auch anderweitige Ziele und Zwecke verfolgt werden, so haben wir die Gährung doch als einen durch die Producte ausgezeichneten und theilweise erweiterten Betriebsstoffwechsel anzusprechen. In diesem arbeiten übrigens auch bestimmte anaerobe Organismen so sparsam, dass der Erfolg des Umsatzes keine Veranlassung giebt, von Gährung zu reden, die eben nicht bei allen Anaeroben für den Betrieb nothwendig ist.

In jedem Falle hängt es von den specifischen Befähigungen ab, ob ein Organismus nur bei vollem Zutritt von Sauerstoff (obligate Aerobiose) oder nur bei Mangel von Sauerstoff (obligate Anaerobiose) oder sowohl mit als ohne freien Sauerstoff (facultative Anaerobiose) die Bedingungen für Gedeihen und Wachsthum findet. Jedoch bestehen keine scharfen Grenzen, wie sich schon daraus ergiebt, das sein facultativer Anaerobe bei bestimmter Ernährung nur aerobiotisch, bei anderer Ernährung auch anaerobiotisch fortkommt, dass es ferner gelungen ist, einige Bacterien, die bisher als obligate Anaeroben galten, unter anderen Bedingungen auch bei Zutritt von Sauerstoff zu cultiviren. Zudem giebt es Organismen (Sprosspilze, Bacterien), die man als temporäre Anaerobe bezeichnen kann, weil sie nach vorausgegangenem Sauerstoffgenuss einige Zeit anaerobiotisch wachsen und sich vermehren. Jedoch auch dann, wenn dies nicht gelingt, spielen sich in den Aeroben (den obligaten und den durch die Ernährung zu aerobiotischem Leben gezwungenen facultativen Anaeroben) nach der Entziehung des Sauerstoffs Stoffumsetzungen ab, die auch bei den Phanerogamen durch die fortdauernde Ausgabe von Kohlensäure, sowie durch die Production von Alkohol und anderen Stoffen bemerklich werden. Wenn dieser anaerobiotische Stoffwechsel, diese intramoleculare Athmung zur Vollbringung der Gesammtthätigkeit

---

1) Warum es in Pflanzen in Folge der Regeneration trotz der Zerspaltung von Eiweissstoffen nicht zu einer Ausscheidung von Stickstoffverbindungen u. s. w. kommt. wurde in § 68 u. 77 behandelt.

nicht ausreicht, so entspringt er doch einer lebendigen Thätigkeit und ist offenbar in dieser Nothlage zu einer temporären Erhaltung des Lebens nothwendig (§ 99).

In dieser mit dem Leben ausklingenden intramolecularen Athmung begegnen wir also einer anaeroben Stoffwechselthätigkeit, die bei entsprechender Ausbildung und Anpassung den typischen Anaeroben, sei es mit oder ohne Erweiterung zur Gährung, das volle Gedeihen ohne Zuthun des freien Sauerstoffs gestattet. Die genetische Verkettung dieser intramolecularen Athmung mit der Gährung und mit der Sauerstoffathmung soll fernerhin beleuchtet werden. Ebenso werden wir noch vernehmen, dass der freie Sauerstoff, sofern er zur Verfügung steht, auch in den Stoffwechsel der obligaten Anaeroben gerissen wird. Diese sind eben Organismen, in welchen schon durch den Eingriff einer geringen Menge von Sauerstoff eine Störung der Gesammtthätigkeit und allmählich der Tod eintritt, eine Wirkung, die in allen Organismen durch eine genügende Erhöhung der Partiärpressung des Sauerstoffs herbeigeführt wird.

Athmung und Gährung sind nur Glieder des Gesammtstoffwechsels. Somit ergiebt sich aus den Betrachtungen über diesen (§ 77) unmittelbar, dass die Athmungsvorgänge, dass somit auch das Hereinreissen des molecularen Sauerstoffs in wechselseitiger Verkettung mit der lebendigen Thätigkeit erzielt und gelenkt werden, durch die es ebenso erreicht wird, dass der Zucker und andere Stoffe dem neutralen Sauerstoff zur Beute fallen. Wie das im lebendigen Protoplasten zu Stande kommt, das ist den Producten der physiologischen Verbrennung nicht anzusehen, deren Controle zunächst nur die Ausgiebigkeit und Veränderung der Athmungsthätigkeit anzeigt. Dabei ist nie zu vergessen, dass die Athmung, wie jeder Betriebsstoffwechsel, sich nur in Verkettung mit den übrigen Stoffwechselvorgängen abspielt und Bedeutung gewinnt. Bei solchen Verkettungen und Wechselwirkungen ist naturgemäss eine scharfe Begrenzung des auf Betrieb und des auf Production von Baustoffen berechneten Stoffwechsels unmöglich. Indess ist es, wie schon § 77 hervorgehoben wurde, erlaubt und geboten, nunmehr den Betriebsstoffwechsel gesondert zu behandeln, nachdem in Kap. VIII unser Augenmerk vorwiegend auf die Producte gerichtet war, die für den Verbleib und für die fernere Verwendung im Organismus erzeugt werden.

§ 95. Die Sauerstoffathmung.

Abgesehen von den anaeroben Wesen (§ 97, 98) ist die Sauerstoffathmung für die Pflanzen ebenso nothwendig wie für die Thiere. Wie bei diesen wird dauernd von der lebensthätigen Pflanze der moleculare Sauerstoff in den Stoffwechsel gerissen und Kohlensäure als ein Product der physiologischen Verbrennung ausgeschieden (über andere Producte vgl. § 96). So lange die allgemeinen Lebensbedingungen in zureichendem Maasse erfüllt sind, tritt überhaupt kein Stillstand der Athmung ein, die auch in ruhenden Organen, in Zwiebeln, Knollen u. s. w. unablässig fortschreitet und z. B. in einem ausgetrockneten Samen oder Moose nur so lange sistirt ist, als die Pflanze durch die Entziehung des Constitutionswassers in einen leblosen Zustand versenkt ist. Sofern aber

die Bedingungen für letzteren nicht vorliegen, ist das Erlöschen der Athmungsthätigkeit ein untrügliches Zeichen des Todes (über postmortale Kohlensäurebildung vgl. § 101). Dieser wird unvermeidlich in kürzerer oder längerer Zeit herbeigeführt, wenn die Ausführung der angestrebten Athmung in Folge der Entziehung des Sauerstoffs unmöglich gemacht ist, eine Entziehung, die in den aeroben Pflanzen zunächst und zumeist sogleich den Stillstand des Wachsens, der Protoplasmaströmung und vieler Reizbewegungen herbeiführt (§ 105). Durch die Realisirung solcher Thätigkeiten wird somit erwiesen, dass jedes Organ, jede einzelne Zelle eines Gewebes athmet. Ohne Frage wird sich diese Athmungsthätigkeit in allen Organen des Protoplasten, in jedem Protoplasmatheilchen abspielen. Jedenfalls lässt sich empirisch erweisen, dass in einer separirten Cytoplasmamasse die Strömung durch Entfernung des Sauerstoffs sistirt und durch Zufuhr von Sauerstoff wieder in Gang gesetzt wird[1]).

Aus der Fortdauer des Wachsens und der Protoplasmaströmung geht ferner hervor, dass jede grüne Zelle während der Kohlensäureassimilation unausgesetzt aerobiotisch athmet. Uebrigens kann es gar nicht anders sein, denn es handelt sich, wie schon betont wurde (§ 52, 50), um zwei durchaus verschiedene Processe, von denen die photosynthetische Kohlensäureassimilation sich nur in den beleuchteten Chloroplasten, die auf den Gewinn von Betriebsenergie berechnete physiologische Verbrennung sich aber ununterbrochen in jedem Protoplasten abspielt. Demgemäss kommt der mit der Athmung verknüpfte Gasaustausch bei Mangel der Chlorophyllkörper jederzeit, bei Gegenwart von Chloroplasten aber (sofern diese nicht inactivirt sind[2]) nur im Dunklen ungestört zum Ausdruck. Denn mit der Beleuchtung gesellt sich zu der vom Licht nur wenig oder gar nicht beeinflussten Athmungsthätigkeit (§ 104) der gerade entgegengesetzte Gasaustausch der Kohlensäureassimilation, der in chlorophyllreichen Organen oft 20—40mal ansehnlicher ist und somit bewirkt, dass die umgebende Luft während des Tages ärmer an Kohlensäure und reicher an Sauerstoff wird. Bei solchem Ueberwiegen der Assimilation wird in einem Blatte gewöhnlich auch die aus den chlorophyllfreien Zellen secernirte Kohlensäure völlig beschlagnahmt. Jedoch kann es je nach der Beschaffenheit der chlorophyllfreien Epidermis u. s. w. dahin kommen, dass trotzdem Kohlensäuremolecüle in die umgebende Luft fliegen[3]). Jedenfalls wird bei voller Assimilationsthätigkeit die Athmungskohlensäure reichlich von den Wurzeln u. s. w. ausgeschieden[4]). In einem abgegrenzten Luftvolumen wird dann nicht nur diese, sondern ebenso die sich in der Nacht ansammelnde Kohlensäure während des Tages immer wieder verarbeitet.

Dieser Kreislauf dauert fort, so lange die Pflanze lebt, ohne dass der Kohlen-

---

1) Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen 1890, p. 279. Vgl. ferner § 9.

2) Vgl. § 58 und Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1886, VII. sér., Bd. 3, p. 42.

3) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1850, III. sér., Bd. 15, p. 5; 1851, Bd. 16, p. 271; Blackmann, Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 164.

4) Knop, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1864, Bd. 129, p. 287; Corenwinder, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 63; Dehérain u. Vesque, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 959 u. a. Vgl. § 57.

stoffgehalt der Trockensubstanz zu- oder abnimmt. Saussure[1]), welcher dieses Verhalten richtig deutete, zeigte zugleich, dass aus naheliegenden Gründen die so behandelte Pflanze viel schneller zu Grunde geht, wenn durch Einbringung von Kalilauge für Absorption der austretenden Kohlensäure gesorgt ist.

In sehr chlorophyllarmen Organen wird natürlich die Athmung immer überwiegen, doch genügt schon der geringe Chlorophyllgehalt von Neottia nidus avis, um bei günstiger Beleuchtung der Sauerstoffproduction das Uebergewicht zu verschaffen[2]). Beispiele, dass mit geringem Chlorophyllgehalt die Kohlensäureausgabe zwar nicht aufhört, aber doch vermindert wird, liefern Versuche mit Früchten, die zudem mit Herannahen der Reife öfters ihr Chlorophyll und damit die photosynthetische Fähigkeit mehr und mehr einbüssen[3]). Andererseits überwiegt z. B. in Blattknospen, in jugendlichen Keimlingen u. s. w. zuweilen die sehr energische Athmung, während mit der Entwickelung der Blätter die Production von Sauerstoff mehr und mehr gesteigert wird[4]). Aus § 104 ist ferner zu ersehen, dass mit der Temperatur die Athmung schneller zunimmt, als die Assimilation, so dass bei hoher Temperatur eine grüne Pflanze unter Umständen in der besten Beleuchtung mehr Sauerstoff consumirt, als producirt.

Die Athmung ist, wie alle Thätigkeit, mit der Temperatur, überhaupt mit den Aussenbedingungen in hohem Grade veränderlich (§ 104). Doch pflegt dieselbe, ihrer Bedeutung entsprechend, bei gleichen Bedingungen im allgemeinen am ausgiebigsten in energisch thätigen Pflanzen und Pflanzentheilen zu sein. Dieserhalb ist die Athmung in ruhenden Knollen, Zwiebeln, Knospen u. s. w. gewöhnlich schwächer als in den sich entwickelnden Trieben, und in diesen ansehnlicher als in den ausgewachsenen Blättern und Zweigen. Da aber das Wachsthum nicht allein von der physiologischen Verbrennung abhängt, so ist an ein bestimmtes Verhältniss zwischen Wachsen und Athmungsthätigkeit nicht zu denken. In der That athmen manche ausgewachsene Organe sehr energisch, und in dem Blüthenstand der Aroideen erreichen gleichzeitig Wärmebildung und Athmung ein Maximum, welches nicht mit dem ausgiebigsten Wachsen dieses Blüthenstandes zusammenfällt (Bd. II). Zudem wird allgemein das Wachsthum mit der Ueberschreitung der optimalen Temperatur mehr und mehr retardirt, während die Athmung bis zur Lebensgrenze gesteigert wird.

Da embryonale und lebhaft thätige Zellen im allgemeinen reich an Proto-

1) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 60, 194. — In Bezug auf die Bedeutung der Autoassimilation, resp. der Functionsthätigkeit d. Chloroplasten vgl. auch § 55.

2) Drude, Biolog. von Monotropa und Neottia 1873, p. 18. Vgl. für andere chlorophyllarme oder chlorophyllfreie Phanerogamen Lory, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III. sér., Bd. 8, p. 160; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 18, p. 332. Ferner § 64.

3) Lit. Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1786, Bd. I, p. 72; Bd. II, p. 223. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 57 u. 129, sowie Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 158; Bérard, ebenda 1821, Bd. 76, p. 152, 225; Frémy, Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 656; Cahours, ebenda p. 495 u. 653 u. a. Vgl. § 109.

4) Lit. Ingenhousz, l. c., Bd. I, p. 112 u. 355; Garreau, Annal. d. scienc. natur. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 272; Corenwinder, Annal. d. chimiqu. et d. physique 1858, III. sér., Bd. 54, p. 326, u. 1878, V. sér., Bd. 14, p. 118; Annal. d. scienc. naturell. 1864, V. sér., Bd. I, p. 297 u. s. w.

plasma sind, so ist es begreiflich, dass nicht selten, wie Garreau[1]) fand, ein gewisser Zusammenhang zwischen Athmungsthätigkeit und Reichthum an Proteinstoffen besteht. Desshalb ist aber natürlich nicht, wie es Palladin[2]) will, die Athmungsenergie schlechthin von der Menge der Eiweissstoffe abhängig. Denn trotz der Zunahme dieser nimmt die Athmung in Knollen, Samen u. s. w. mit der Erreichung einer Ruheperiode ab (Bd. II), und während dieser ist trotz des Ueberflusses an Nährmaterial die Athmung im Cambium, im Urmeristem u. s. w. in zweckentsprechender Weise auf ein geringes Maass herabgedrückt.

Wohl aber ist für alle aeroben (animalischen und vegetabilischen) Organismen die Sauerstoffathmung absolut nothwendig, deren Wesen überall auf eine Verbrennung in und durch Vermittelung lebendiger Organe und Protoplaste hinausläuft. Zur Erreichung dieses Zieles bedarf es immer der Versorgung mit Sauerstoff und der Ableitung der Kohlensäure, während besondere Luftwege oder Athmungsbewegungen nicht allgemein nothwendig sind und thatsächlich den niederen Thieren sowie den Pflanzen fehlen. Uebrigens sind früher (§ 29—32) der Gasaustausch und die Durchlüftungsmittel beleuchtet, durch welche in der Pflanze Gase oft auf weite Strecken und bis in das Innere von mächtigen Gewebemassen befördert werden. Auch fehlt es unter den Bacterien nicht an Organismen, in welchen bestimmte Farbstoffe, in ähnlicher Weise wie im Blute das Hämoglobin, zur lockeren Bindung von Sauerstoff dienen (§ 101). In allen Fällen wird durch die physiologische Verbrennung Wärme producirt (Bd. II). Jedoch sind naturgemäss die auf die Erhaltung einer constanten Körpertemperatur berechneten Fähigkeiten und Einrichtungen nicht in den kaltblütigen Thieren und in den Pflanzen ausgebildet, deren Körpertemperatur und Athmungsthätigkeit mit der Aussentemperatur steigt und fällt.

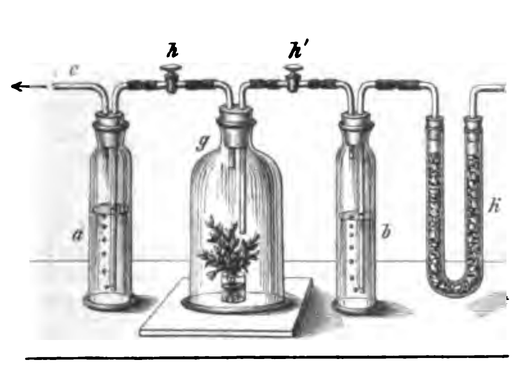
Unter günstigen Verhältnissen übertrifft indess die physiologische Verbrennung in Pflanzen nicht selten sogar die der warmblütigen Thiere. So beträgt z. B. die in 24 Stunden producirte Kohlensäure bei dem Menschen etwa 1,2 Proc., bei Schimmelpilzen aber mehr als 6 Proc. des Körpergewichtes[3]), und der auf dieses bezogene Sauerstoffconsum kann in sehr thätigen Bacterien 200 mal ansehnlicher ausfallen, als bei dem Menschen[4]). Handelt es sich bei diesen Bacterien und Pilzen um Organismen, die vermöge ihrer energischen Zerstörungsthätigkeit eine hervorragende Rolle im Haushalt der Natur spielen (§ 51), so ist doch die procentische Athmungsenergie bei Bluttemperatur auch in vielen Keimpflanzen ebenso ansehnlich wie bei dem Menschen (Pfeffer, l. c. p. 476). Da aber mit dem Heranwachsen mehr und mehr Zellen absterben oder minder thätig werden, so stellt sich natürlich für die ausgewachsene Pflanze oder für einzelne Zweige u. s. w. der Athmungsquotient geringer, obgleich die thätigen embryonalen Gewebe wohl ebenso energisch athmen, als in der Keimpflanze. Auch für Pilze oder Bacterien würde der Athmungsquotient geringer ausfallen, wenn nicht in jugendlichen Culturen alle Zellen in Vermehrung oder doch in sehr energischer Thätigkeit begriffen wären. Uebrigens giebt es auch langsamer

1) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 15, p. 36; Bd. 16, p. 292.
2) Palladin, Revue général. d. Bot. 1893, Bd. 5, p. 472.
3) Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 475.
4) Vignal, Revue général. d. Bot. 1890, Bd. 2, p. 510.

wachsende und schwächer athmende Bacterien, Pilze und Flechten. Ebenso fehlt es unter den Phanerogamen nicht an Repräsentanten, in denen unter den günstigsten Verhältnissen die Athmungsenergie nur einen Bruchtheil der oben angeführten Werthe erreicht.

Stets wird also ein sehr ansehnlicher Theil, in ausgewachsenen Organen sogar die Gesammtmenge der verbrauchten Nahrung, den dynamogenen Zwecken geopfert. Für diese geht beim Keimen im Dunklen mit der Zeit die Hälfte des Trockengewichts der Samen verloren (vgl. § 82). Durch die energische Athmung während der Erwärmungsperiode des Blüthenstandes von Arum italicum wird nach G. Kraus[1]) das Trockengewicht in einigen Stunden sogar auf $^1/_4$ reducirt. Ferner beträgt das Trockengewicht der Pilzernte selbst unter günstigen Bedingungen sehr gewöhnlich nur $^1/_3$ bis $^1/_{10}$ der verarbeiteten organischen Nahrung, und dieser variable ökonomische Coefficient lässt sich durch Cultur in hoher Temperatur noch weiter herabdrücken[2]).

Methodisches. Zur Demonstration der Kohlensäurebildung ist der in Fig. 62 abgebildete Apparat geeignet. Die zu prüfenden Objecte (Keimpflanzen, beblätterte Stengel u. s. w.) sind in etwas Wasser gestellt und unter die luftdicht einer Glasplatte aufgepasste Glasglocke *g* gebracht, an deren Stelle natürlich auch eine Kochflasche mit einer Pilzcultur u. s. w. benutzt werden kann. Vermittelst eines bei *c* angebrachten Aspirators wird Luft durchgesaugt, die durch die mit Kali getränkten Bimssteinstücke in der Uröhre *k* von Kohlensäure befreit wird. Demgemäss bleibt in *b* das Barytwasser klar, dessen Trübung und Fällung in der Waschflasche *a* die Production von Kohlensäure in *g*



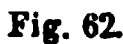


Fig. 62.

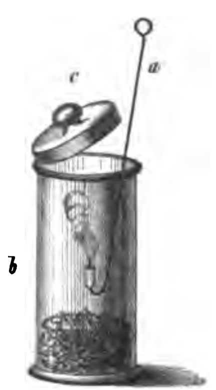


Fig. 63.

anzeigt. Durch die Glashähne (oder Quetschhähne) bei *h* und *h'* wird die Communication zwischen *g* und den Waschflaschen zur gewünschten Zeit hergestellt. Da durch die Athmung die abgesperrte Luft ungeeignet für die Unterhaltung von Verbrennungsprocessen wird, so erlischt eine Wachskerze, die man nach Hebung des Deckels *c* (Fig. 63) mit Hilfe des Drahtes *a* in den

1) G. Kraus, Ueber d. Blüthenwärme bei Arum italic. 1884, p. 9 u. 67. (Abhdlg. d. Naturf.-Ges. zu Halle Bd. 16.) Vgl. ferner G. Kraus, Annal. d. Jard. bot. d. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 271.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 257; Kunstmann, Ueber d. Verhältniss zwischen Pilzernte u. verbrauchter Nahrung. Leipziger Dissersat. 1895; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 152. Vgl. § 66.

Cylinder *b* führt, in dem ein genügendes Quantum von Keimpflanzen, Blüthen u. s. w. seit einigen Stunden verweilte.

Für die quantitative Bestimmung hat sich in zahlreichen Untersuchungen das Auffangen der Kohlensäure durch das in einer Pettenkofer'schen Röhre befindliche titrirte Barytwasser bewährt. In diesem Falle wird durch einen Flaschenaspirator oder mit Hilfe des Stammer'schen Tropfaspirators ein constanter Luftstrom hergestellt, der nöthigenfalls durch einen Elster'schen Experimentirgasmesser controlirt wird[1]). Der Consum von Sauerstoff aber lässt sich durch die Volumabnahme darthun, wenn für dauernde Absorption der sich bildenden Kohlensäure gesorgt ist. Zu Demonstrationszwecken kann man in das aufgeblasene Ellipsoid der in Fig. 42 p. 292 abgebildeten Absorptionsröhre oder auch in eine umgekehrte langhalsige Kochflasche Keimpflanzen u. s. w. bringen, das Herunterfallen durch einen Wattepfropf verhindern und Kalilauge über das absperrende Quecksilber aufsteigen lassen[2]). Wird mit grösseren Mengen z. B. in dem Apparat Fig. 64 gearbeitet und neben der Volumabnahme die durch die Kalilauge (in *k*) absorbirte Kohlensäure bestimmt, so wird gleichzeitig der Sauerstoffconsum und die Kohlensäureproduction controlirt[3]). Dasselbe Ziel ist natürlich erreichbar, indem auf analytischem Wege die Veränderung der Zusammensetzung des Gasgemisches ermittelt wird[4]). Eine annähernde Vorstellung über die Athmungsthätigkeit, resp. über den Verlust der Pflanze an C, H und O ergiebt sich aus der vergleichenden Elementaranalyse des Samens und der Keimpflanze, vorausgesetzt, dass während der Keimung anderweitige Stoffe nicht aufgenommen oder ausgegeben wurden.

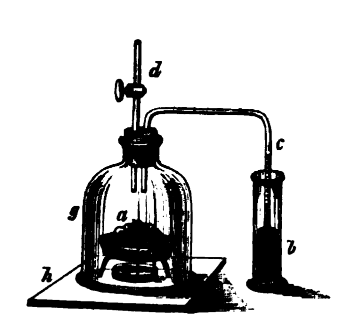


Fig. 64. *g* Glasglocke, die luftdicht auf *k* aufgesetzt ist. *a* Versuchspflanzen; *k* Gefäss mit Kalilauge; *b* Gefäss mit Quecksilber; *c* graduirtes Rohr; *d* Glashahn. Am besten wird der ganze Apparat unter Wasser gebracht.

Specifische Athmungsthätigkeit. Aus dem schon mitgetheilten allgemeinen Resultate zahlreicher Untersuchungen ergiebt sich ohne weiteres, dass die Athmungscurve für die ganze Pflanze und für jedes einzelne Organ im Laufe der Entwickelung ein Maximum erreichen muss, da ja die Athmungsthätigkeit mit dem Eintritt von Ruheperioden und mit dem Herannahen des Lebensendes abnimmt. Der Verlauf der Curve ist selbstverständlich bei Constanz der Aussenbedingungen von der Vermehrung und der Vergrösserung der Organe, von dem Nährstoffvorrath u. s. w. abhängig und immer die Resultante aus der ungleichen Thätigkeit der einzelnen Organe und Zellen. Dieser und an-

1) Näheres über Apparat u. Methode, Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 637; Johannsen, ebenda p. 688; Elfving, Einwirkung des Lichts auf Pilze 1890, p. 68 u. s. w. — Unter Umständen ist die Absorption der Kohlensäure durch Natronkalk vorzuziehen. Vgl. z. B. Chudiakow, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 400, u. Taf. II; Kreusler, ebenda 1885, Bd. 14, p. 916.

2) Nach diesem von Garreau (Ann. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 15, p. 8 angewandten Princip arbeiteten u. a. Wolkoff u. Ad. Mayer (Landwirth. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 489).

3) Eine solche Methode wurde benutzt von Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 493, u. Bot. Ztg. 1882, p. 804, sowie von Stich, Flora 1891, p. 8.

4) Einige Andeutungen über solche Methoden finden sich in § 52. — Ueber eine automatische Registrirung vgl. Regnard, Compt. rend. 1882, Bd. 95, p. 77.

derer Umstände halber werden häufig secundäre Maxima und Minima auftreten.

Dass bald nach Beginn der Quellung im Samen die Kohlensäurebildung anhebt, ist lange bekannt[1]). Weiterhin wurde dann besonders von Ad. Mayer[2]), Borodin[3]), Rischavi[4]), Godlewski[5]), Bonnier und Mangin[6]) der Verlauf der Athmungscurve in der sich entwickelnden Keimpflanze studiert. In Versuchen Ad. Mayer's mit Keimpflanzen des Weizens, deren Plumula 70—90 mm lang war, trat, vom Beginn der Keimung ab gerechnet, das Maximum der Athmungsthätigkeit bei einer Mitteltemperatur von 11,8 C nach 15—16 Tagen, bei 23,8 C nach 8 Tagen ein. Bei dieser Pflanze fiel fernerhin die Curve schnell ab, während dieselbe z. B. bei Vicia faba nach Rischavi während 20 Tagen ungefähr parallel mit der Abscissenachse verlief. Weitere Einzelheiten und Besonderheiten müssen in den citirten Arbeiten nachgesehen werden. Aehnliche Curven werden z. B. auch mit Culturen von Schimmelpilzen erhalten.

In analoger Weise erreicht die Athmungsthätigkeit während und nach der Entfaltung der Knospen ihren Höhepunkt, fällt also, auf gleiches Gewicht oder Volumen bezogen, für die ausgewachsenen Blätter geringer aus und vermindert sich noch weiter mit dem Alter der Blätter[7]). Für die Blüthen ergiebt sich mit der kurzen Entwickelungszeit und Lebensdauer eine schnell ansteigende und absteigende Athmungscurve, deren Maximum gewöhnlich mit dem vollen Aufblühen zusammenfällt[8]). In dieser Zeit consumirt 1 ccm Blüthenmasse in 1 Stunde nicht selten $^1/_2$—1 ccm Sauerstoff. Dieser stündliche Consum erreicht zur Blüthezeit in dem Spadix von Arum italicum sogar das 30fache des eigenen Volumens, während er vor und nach dem Aufblühen weniger als $^1/_3$ betrug und beträgt[9]). Eine Abnahme der Athmungsthätigkeit mit der Reifung wurde mehrfach für Früchte, Knollen und Zwiebeln constatirt[10]). In Knollen und Zwiebeln geht die Athmung ziemlich stark zurück, kommt indess, genügende

1) Huber, Mémoir. s. l'influence d. l'air dans la germination 1801, p. 110; Saussure, Mém. d. l. soc. phys. d. Génève 1833, Bd. 6, p. 557; Fleury, Annal. d. chim. et d. physique 1865, IV. sér., Bd. 4, p. 44; Wiesner, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 135.

2) Ad. Mayer, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 245.

3) Borodin, Sur la respiration d. plantes 1875.

4) Rischavi, Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 321.

5) Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 491.

6) Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 18, p. 369. 1886, VII. sér., Bd. 2, p. 363.

7) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 100; Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 279; Dehérain und Moissan, ebenda 1874, V. sér., Bd. 19, p. 327; Borodin, Bot. Jahresb. 1876, p. 922, und Botan. Centralbl. 1894, Bd. 58, p. 374; Mangin, Bullet. d. l. Soc. bot. d. France 1886, p. 185; Aubert, Revue général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 352.

8) Saussure, Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 292; Lory, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III. sér., Bd. 8, p. 161; Cahours, Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 1206; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 18, p. 350.

9) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 254. Vgl. auch G. Kraus, Ueber die Blüthenwärme von Arum italicum 1884. Abhdlg. d. Naturf.-Ges. z. Halle Bd. 16.)

10) Z. B. für Früchte: Saussure, Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19. p. 168 u. 338; Cahours, Compt. rend. 1864, Bd. 21, p. 496; Laskovsky, Versuchsstat, 1878, Bd. 21, p. 195. Für Knollen etc. Nobbe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 451; Heintz, Jahresb. 1873, p. 358; Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 857; Stich, Flora 1891, p. 15; Richards, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 531.

Temperatur vorausgesetzt, ebensowenig wie in Gehölzen, während der Winterruhe nicht völlig zum Stillstand.

In den tabellarischen Zusammenstellungen bei Garreau[1]) und bei Aubert[2]) finden sich weitere Belege für die specifische Athmungsthätigkeit. Nach Aubert consumirte 1 g Frischgewicht (Blätter, Stengel) bei 12—13 C, während einer Stunde in cmm an Sauertoff: Cereus macrogonus 3, Picea excelsa 44, Faba vulgaris 97, Triticum sativum 291 cmm. In Anpassung an ihren Standort scheinen Schattenpflanzen im allgemeinen verhältnissmässig schwach zu athmen (§ 62). Gleiches soll nach Freyberg[3]) auch für Sumpf- und Wasserpflanzen zutreffen.

Weiteres Material ist u. a. in folgenden Arbeiten zu finden: Jönsson (Compt. rend. 1894, Bd. 109, P. 440), Moose. Jumelle (Rev. général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 112), Flechten. Diakonow (Ber. d. Bot. Gesellsch. 1886, p. 3; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. natur. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 209) Pilze. Hesse (Zeitschrift für Hygiene 1893, Bd. 15, p. 183), Bacterien. — Mangin (Bull d. l. soc. Bot. d. France 1886), Pollenschläuche. Palladin (Rev. général. d. Botan. 1893, Bd. 5, p. 369), normale und etiolirte Pflanzen.

Historisches. Nachdem Malpighi[4]) die Nothwendigkeit der Luft für das Keimen von Samen erkannt hatte, constatirte C. W. Scheele[5]), dass bei diesem Vorgang, wie bei der Athmung der Thiere, unter Verbrauch von Sauerstoff (Feuerluft) Kohlensäure (Luftsäure) gebildet wird. Weitere Einsicht wurde insbesondere Hand in Hand mit dem Studium der Kohlensäureassimilation gewonnen, und so begegnen wir wiederum Ingenhousz[6]) und Saussure[7]) als bedeutungsvollen Forschern. Ersterer ermittelte die allgemeine Verbreitung der Kohlensäureausgabe in verdunkelten Pflanzen und die Fortdauer jener in beleuchteten chlorophyllarmen und chlorophyllfreien Pflanzen. Saussure stellte fest, dass bei der Athmung neben Kohlensäure auch Wasser entsteht, und erweiterte überhaupt die Kenntniss der Athmungsvorgänge in eminenter Weise. Hat auch Saussure sich nicht direct über die Gleichzeitigkeit von Athmung (inspiration) und Kohlenstoffassimilation (exspiration) ausgesprochen, so war es ihm doch offenbar klar, dass die Athmung in den beleuchteten grünen Pflanzen fortdauert. Jedenfalls war aber die Kohlensäureproduction als ein vitaler, der thierischen Athmung entsprechender Vorgang längst erkannt, als Liebig[8]) die Ansicht vertrat, die von der Pflanze ausgegebene Kohlensäure sei als solche aus dem Boden aufgenommen und entstamme nicht einem Stoffwechselprocess im Organismus.

Meyen[9]) hat wohl zuerst mit aller Schärfe hervorgehoben, dass Kohlensäurebildung und Kohlensäurezersetzung zwei von einander unabhängige Vorgänge seien, und auch den Werth dieser Vorgänge für die Pflanze im allgemeinen richtig gedeutet. Auch bei Dutrochet[10]) — ganz besonders aber bei

---

1) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 15, p. 33.

2) Aubert, Revue général. d. Bot. 1892, Bd. 4, p. 375.

3) Freyberg, Versuchsstat. 1879, p. 463.

4) Malpighi, Opera omnia 1867, I, p. 108.

5) Scheele, Chemische Abhdlg. von d. Luft, übers. v. Bergmann 1777, p. 125.

6) Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1786.

7) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, u. die späteren schon cit. Arbeiten.

8) Liebig, Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. Physiolog. 1840, p. 30.

9) Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 162.

10) Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 169, 185.

Garreau[1]) und Mohl[2]) — begegnen wir hinsichtlich des Verhältnisses von Athmung und Kohlensäureassimilation einer correcten Auffassung. Der unglückliche, auch schon von Mohl bemängelte Sprachgebrauch, der beide Vorgänge Respiration (tägliche und nächtliche) nannte, ist verlassen, seitdem insbesondere Sachs (1865) betonte, dass nur der mit Kohlensäurebildung verknüpfte Oxydationsprocess Athmung genannt werden darf. Die weitere Entwickelung unserer Kenntnisse ergiebt sich aus den folgenden Kapiteln.

§ 96. Die Producte der Sauerstoffathmung.

Wie schon in § 77 hervorgehoben, ist selbst für die ausgewachsenen Organe eine sichere Scheidung der Producte der Athmung und der übrigen Stoffwechselthätigkeit schwierig oder unmöglich. Zudem ermöglichen die vorbereitenden Umsetzungen und Operationen, dass der eigentliche Act der physiologischen Verbrennung, trotz der Verschiedenheit des Ausgangsmateriales, identisch verlaufen kann. Bei voller Würdigung dieser Verhältnisse und unserer mangelhaften Einsicht lässt sich jedoch aus den vorliegenden Erfahrungen mit Sicherheit entnehmen, dass eine völlige Uebereinstimmung nicht allgemein zutrifft, dass vielmehr im eigentlichen Athmungsprocess verschiedene Stoffe verbrannt und erzeugt werden. Denn schon bei der Verathmung von organischen Kohlenstoffverbindungen, auf welche die meisten Pflanzen angewiesen sind, werden nicht nur Kohlensäure und Wasser, sondern zuweilen grosse Mengen von organischen Säuren producirt. Ausserdem sind aber einige Mikroorganismen bekannt, in welchen die Betriebsenergie gar nicht durch die Verbrennung von Kohlenstoffverbindungen gewonnen wird.

So haben wir gehört (§ 63), dass die Nitrobacterien vermittelst der Oxydation von Ammoniak zu Nitrit und von Nitrit zu Nitrat sich ihre organische Nahrung aus Kohlensäure bereiten. Dieses Ziel scheinen die Schwefelbacterien durch die physiologische Oxydation von Schwefelwasserstoff zu Schwefel und von Schwefel zu Schwefelsäure zu erreichen, ein Process, der so energisch von statten geht, dass Beggiatoa in 1—2 Tagen das 2—4fache ihres Eigengewichtes zu Schwefelsäure oxydirt[3]). Jedenfalls lehren diese Erfahrungen, dass, wie es auch theoretisch zulässig ist, die Betriebsenergie nicht unter allen Umständen durch Verathmung von Kohlenstoffverbindungen gewonnen wird, und von dieser Regel dürften mit der Zeit noch weitere Ausnahmen aufgefunden werden. Erwähnt wurde schon, dass in dem Athmungsprocess gewisser Bacterien vielleicht Eisenoxydul zu Eisenoxyd verbrannt wird[4]). Möglicher Weise wird in anderen

1) Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 290.

2) Mohl, Grundzüge d. Anatomie u. Physiol. 1851, p, 86.

3) Winogradsky, Bot. Ztg. 1887, p. 547, 590; vgl. § 63 u. Pfeffer, Energetik 1892, p. 207. Jedenfalls ist es unzulässig, mit Detmer das Wesen der Athmung in der Kohlensäureproduction und in dem Mangel dieser einen Grund für Schaffung neuer Namen zu sehen (Detmer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879—81, Bd. 12, p. 245). (Ueber den Bau der Schwefelbacterien vgl. auch A. Fischer, Unters. über Cyanophyc. u. Bacter. 1897, p. 88.)

4) Winogradsky, Botan. Ztg. 1888, p. 261; Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen z. Eisen 1892, p. 60. Vgl. § 23 u. 63, ferner Pfeffer, Energetik 1892, p. 208.

Mikroorganismen die physiologische Verbrennung von Wasserstoff[1]) zur Gewinnung von Betriebsenergie nutzbar gemacht.

Nach den Erfahrungen von Winogradsky wird in der Athmung der Nitro- und Schwefelbacterien Kohlensäure nicht oder nur in sehr geringer Menge erzeugt. Indess ist noch unentschieden, ob diese Organismen gar keine organische Substanz verathmen und inwieweit solche unter Umständen in den Betriebsstoffwechsel gerissen wird. Da aber zur Gewinnung von Energie eine totale Verbrennung nicht nothwendig ist, so kann es nicht überraschen, dass die physiologische Verbrennung von Kohlenstoffverbindungen öfters (oder doch unter gewissen Bedingungen) z. B. nur bis zur Formirung organischer Säuren führt. Gewisse Essigsäurebacterien sollen sogar, während sie den reichlich dargebotenen Alkohol zu Essigsäure oxydiren, keine Kohlensäure produciren (§ 103). Diese scheint auch zunächst in den Crassulaceen u. s. w. zu fehlen, wenn nach dem Verdunkeln unter lebhaftem Sauerstoffconsum die Wiederbereicherung mit freier Aepfelsäure u. s. w. beginnt. Falls eine continuirliche Entfernung dieser Säure möglich wäre, würde somit bei diesen Pflanzen die Kohlensäure unter den Producten des Athmungsstoffwechsels dauernd vermisst werden (§ 56, 86). Dagegen wurde in den bisherigen Versuchen mit Schimmelpilzen, selbst bei sehr ausgiebiger Production von Oxalsäure, Citronensäure u. s. w., stets das Auftreten von Kohlensäure beobachtet. Da aber diese im Verhältniss zu dem consumirten Sauerstoff zunimmt, wenn die Production von Oxalsäure u. s. w. reducirt oder vermieden ist, so kann es auch in diesem Falle keinem Zweifel unterliegen, dass die organischen Säuren directe Producte der physiologischen Verbrennung sind[2]).

Die noch weiter oxydablen organischen Säuren u. s. w. entstehen aber nicht etwa in Folge einer unzureichenden Zufuhr von Sauerstoff, sondern weil die Thätigkeit des Organismus unter den obwaltenden Verhältnissen auf die Entstehung dieser Producte hinarbeitet (§ 56, 86). Die Nitritbacterien vermögen ohnehin die Salpetersäure nicht weiter zu oxydiren. Wenn aber Citromyces bei Mangel an Zucker die Citronensäure, Bacterium aceti bei Mangel an Alkohol die Essigsäure weiter zu Kohlensäure und Wasser verbrennt, so entspricht das durchaus einem regulatorischen Walten, welches den ganzen Stoffwechsel beherrscht (§ 93). Wird vermöge dieses Waltens unter bestimmten Verhältnissen der Zucker erst in zwei successiven Acten in dem Athmungsprocess völlig ausgenutzt, so folgt daraus durchaus nicht, dass dieses immer geschieht. Ja es ist wohl möglich, dass unter anderen Bedingungen in derselben Pflanze nicht einmal die Formation von Oxalsäure u. s. w. angestrebt wird (§ 86, 92, 93). In analogem Sinne mag unter Umständen fettes Oel in der Athmung völlig verbrannt werden, während in anderen Fällen unter Eingreifen von Sauerstoff z. B. Zucker entsteht. Wenigstens ist Hand in Hand mit solcher Umwandlung eine erhebliche Zunahme des Sauerstoffs in der Trockensubstanz der aus Oelsamen erwachsenden Keimpflanze beobachtet worden[3]).

---

1) Nach Immendorf (Landw. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 323) erzielen gewisse noch nicht näher studierte Organismen bei Darbietung von Knallgas eine allmähliche Vereinigung von H und O.

2) Vgl. § 86. Ferner Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 535; Kunstmann, Ueber das Verhältniss zwischen Pilzernte u. verbrauchter Nahrung 1895.

3) Hellriegel, Journal. für prakt. Chem. 1855, Bd. 64, p. 102; Laskovsky, Ver-

Die Producte der Athmung können also unter verschiedenen Bedingungen, also auch bei Verarbeitung von verschiedenem Materiale in quantitativer oder sogar in qualitativer Hinsicht verschieden ausfallen. Wenn freilich ein Pilz, dem nur Pepton zur Ernährung, also auch zur Verathmung zur Verfügung steht, reichlich Ammoniak erzeugt (§ 80), so dürfte dieses wohl nicht im Athmungsprocesse selbst, sondern in vorbereitenden Spaltungen seinen Ursprung nehmen. Soweit indess die physiologische Verbrennung nur auf Energiegewinn berechnet ist, erscheint eine gewisse gegenseitige Vertretung und selbst die Ausnutzung von solchen Körpern möglich, die in dem eigentlichen formativen Stoffwechsel keine Verwendung finden.

Wie zu erwarten, fällt auch das Verhältniss $CO_2 : O$ je nach der Productionsthätigkeit und dem Verathmungsmaterial verschieden aus. Besonders lässt sich für Pilze leicht darthun, dass der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ mit Darbietung sauerstoffarmer Kohlenstoffverbindungen gewöhnlich kleiner, bei sehr sauerstoffreicher Nahrung aber grösser als 1 wird. Ebenso muss dieser Quotient abnehmen, wenn eine vermehrte Production von Oxalsäure herbeigeführt wird (§ 86). Ferner haben wir bereits vernommen, dass während der Wiederansäurung der Crassulaceen u. s. w. die Kohlensäurebildung ganz oder weitgehend reducirt ist. In anderen Fällen erreicht indess dieser Quotient annähernd den Werth, welcher einer völligen Verbrennung des Nährmateriales zu CO_2 und H_2O entspricht (für Kohlenhydrate = 1). Dieses trifft besonders für ausgewachsene Organe zu, während in wachsenden Pflanzen mit der Production von Säuren und anderen Stoffen der Quotient auch bei Verathmung von Kohlenhydraten gewöhnlich kleiner als 1 ausfällt. Diese Ausgangs- und Endproducte geben natürlich keinen Aufschluss über die Vermittelung und den Verlauf der physiologischen Verbrennung. Mehr, als dass diese trotz der gesteigerten Thätigkeit in der bisherigen Weise verläuft, ist auch nicht daraus zu entnehmen, dass der fragliche Quotient mit Erhöhung der Temperatur gewöhnlich nicht wesentlich verschoben wird. Das trifft natürlich nicht mehr zu, sobald die Productionsthätigkeit sich ändert. Transitorisch wird z. B. die Erzeugung von Kohlensäure vermehrt, wenn in Crassulaceen u. s. w., oder in Aspergillus durch Erhöhung der Temperatur bis zu der Erreichung des neuen Gleichgewichtszustandes eine gesteigerte Verbrennung von Säure veranlasst ist (§ 56, 86).

In den höheren, überhaupt in den meisten Pflanzen wird, soweit bekannt, als gasförmiges Product der Athmung (neben Wasser) nur Kohlensäure gebildet[1]). Manche niedere Organismen dürften indess im aerobiotischen Leben auch andere Gase produciren, jedoch ist bis dahin nicht kritisch untersucht, ob die diesbezüglichen Resultate nicht durch ungenügende Sauerstoffzufuhr (§ 98, 102) oder

---

suchsstat. 1874, Bd. 17, p. 235, 240; Detmer, Untersuch. über die Keimung ölhaltiger Samen 1875, p. 30; Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 507.

1) Dieses Resultat ergaben übereinstimmend die kritischen Studien von Bonnier und Mangin (Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 265; ebenda Bd. 18, p. 344; Bd. 19, p. 228); Müntz, Annal. d. chim. et d. physique 1876, V. sér., Bd. 8, p. 67; Sachsse, Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 19 u. a. Die älteren gegentheiligen Befunde v. Fleury, Vogel etc. dürften wohl durch den Mangel von Sauerstoff oder durch Fäulniss herbeigeführt sein.

durch anderweitige Processe verursacht waren. So kommt vermuthlich die schon erwähnte Ammoniakentwickelung in den mit Pepton ernährten Pilzen nicht in dem eigentlichen Athmungsprocess zu Stande. Fraglich ist ebenfalls, ob in dem eigentlichen Athmungsprocess die Stickstoffentwickelung entspringt, die für die streng aeroben Nitrobacterien und einige andere Bacterien beobachtet ist (§ 102).

Verhältniss von $\frac{CO_2}{O}$; Bildung von Wasser. Von Saussure wurde bereits gefunden, dass dieser Quotient nach Natur der Pflanzen, Entwickelungsstadien u. s. w. verschieden[1]) und bei der Keimung fetthaltiger Samen im allgemeinen wesentlich kleiner als 1 ausfällt[2]). Diese Erfahrungen wurden dann durch zahlreiche Studien erweitert und ergänzt[3]). So ist insbesondere aus den Untersuchungen von Goldlewski und aus den ausgedehnten Studien von Bonnier und Mangin z. B. zu ersehen, dass bei dem Keimen der Oelsamen $\frac{CO_2}{O}$ sich nach der Verwandlung des Fettes in Stärke mehr der Einheit nähert, dass ferner dieser Quotient, dessen Werthe sich für höhere Pflanzen zwischen 0,3—1,2 bewegen, durch Veränderung der Temperatur oder der Partiärpressung des Sauerstoffs bei den meisten Pflanzen nicht wesentlich modificirt wird. In den Versuchen, welche Diakonow in meinem Institute ausführte, wurde $\frac{CO_2}{O}$ für Penicillium glaucum gefunden bei Ernährung mit Zucker = 1; mit Weinsäure = 2,9; mit Aethylamin = 0,67.

Zu gleichem Resultate wie die directe Bestimmung der Gase führt auch das durch Elementaranalyse zu ermittelnde Verhältniss von C, H und O in dem Samen und in der aus diesem entwickelten Keimpflanze, die im wesentlichen nur Kohlensäure und Wasser verliert[4]). Aus dieser Controle ergiebt sich ferner, dass in der physiologischen Verbrennung Wasser entsteht, dessen Bildung übrigens schon Saussure[5]) ermittelte, indem er nachwies, dass der Gewichtsverlust der getrockneten Keimpflanzen erheblicher ausfällt, als die Menge der ausgegebenen Kohlensäure verlangt. Ausserdem hat Laskovsky[6]) die Wasserbildung in Kürbiskeimlingen durch directe Bestimmung des vor und nach der Keimung vorhandenen Wassers erwiesen.

Fehler durch Absorption von Gasen. An dieser Stelle können die durch

---

1) Saussure, Mém. d. l. Soc. d. physique de Génève 1833, Bd. 6, p. 547, 554.

2) Saussure, Biblioth. univers. d. Génève 1842, Bd. 40, p. 368.

3) Von der neueren Lit. nenne ich: Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 491; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 209; Bd. 18, p. 293; Bd. 19, p. 218; 1886, VII. sér., Bd. 2, p. 315, 365; Bd. 3, p. 5; Dehérain u. Maquenne, Compt. rend. 1885, Bd. 101, p. 887; Palladin, Bericht der Bot. Ges. 1886, p. 327; Diakonow, Ber. d. Bot. Ges. 1887, p. 115 (Pilze); Aubert, Rev. général. d. botan. 1892, Bd. 4, p. 330 (Crassulaceen etc.); Jumelle, ebenda p. 112 (Flechten; Jönsson, Compt. rend. 1894, Bd. 109, p. 440 (Moose); Purjewicz, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 58, p. 372; Hesse, Zeitschr. für Hygiene 1893, Bd. 15, p. 17 (Bacterien); Mesnard, Annal. d. scienc. naturell. 1894, VII. sér., Bd. 18, p. 295; Richard's, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 577. — Die ältere Lit. ist z. Th. cit. bei Bonnier u. Mangin, l. c., Bd. 17, p. 217. (Gerber, Compt. rend. 1897, Bd. 124, p. 1106, 1109 Pilze u. Früchte.

4) Vgl. Boussingault, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 10, p. 257; Fleury, Annal. d. chim. et d. physique 1865, IV. sér., Bd. 4, p. 47; Sachsse, Keimung v. Pisum sativ. 1872, p. 30; Detmer, Keimung ölhaltiger Samen 1875, p. 70.

5) Saussure, Réch. chimiqu. 1804, p. 17.

6) Laskovsky, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 231.

Absorption von Gasen verursachten und übrigens vermeidbaren Fehler nicht behandelt werden. Besonders Kohlensäure wird reichlich absorbirt und es dauert desshalb immer einige Zeit, bevor aus einem völlig kohlensäurefreien Gewebe die Ausgabe der durch Athmung gebildeten Kohlensäure beginnt. Ebenso wird in Folge dieser Absorption bei dem Uebertragen aus einer kohlensäurereichen in eine kohlensäurefreie Luft eine erhebliche Ausgabe von Kohlendioxyd beobachtet[1]. Dagegen ist die Bildung von organischer Säure in dem Athmungsprocess die Ursache, dass, wie Saussure[2] fand, ein in das dunkle gebrachter Cactusstengel erst Kohlensäure ausgab, nachdem er das $1\frac{1}{4}$fache seines Volumens an Sauerstoff aufgenommen hatte. Aus der Löslichkeit in Wasser kann natürlich nicht auf den Kohlensäurevorrath in Geweben geschlossen werden, da unbekannt ist, inwieweit durch Erschwerung der Diosmose, durch Bindung der Kohlensäure durch Natriumphosphat oder andere Mittel u. s. w. eine Anhäufung in den Zellen und Geweben verursacht wird[3].

Im allgemeinen wird sich der minder lösliche Sauerstoff in geringerem Grade im Inneren der Pflanze anhäufen, denn eine lockere Bindung des Sauerstoffs ist bis dahin nur für einige Bacterien bekannt (§ 101). Natürlich dringt auch der Stickstoff in alle Zellen ein, doch lassen sich die bisher beobachteten Thatsachen auch ohne eine besondere Bindung des Stickstoffs erklären[4].

§ 97. Der Betriebsstoffwechsel der Anaeroben.

Nach Entziehung des Sauerstoffs gehen endlich alle Organismen zu Grunde, die es nicht verstehen, mit Hilfe des anaeroben Stoffumsatzes alle nothwendigen Functionen zu vollbringen (§ 99). Zu einem anaerobiotischem Leben sind aber gewisse Mikroorganismen befähigt, die indess, wie schon § 94 betont wurde, durch Bindeglieder mit den Aeroben verknüpft sind. Denn ohne die geeignete Nahrung entwickelt sich ein facultativer Anaerobe nur mit Hilfe der Sauerstoffathmung, und da, wo diese uns derzeit nothwendig erscheint, gelingt vielleicht unter anderen Bedingungen eine anaerobiotische Züchtung. Bei genügender Steigerung der Partiärpressung, also bei zu hoher Concentration des Sauerstoffs, vermag schliesslich kein Organismus zu gedeihen, und vermöge der specifisch differenten Empfindlichkeit giebt es in der That alle Abstufungen bis zu den sog. obligaten Anaeroben, d. h. bis zu denjenigen Wesen, denen schon bei sehr geringer Partiärpressung des Sauerstoffs eine erfolgreiche Thätigkeit unmöglich ist (§ 100).

Den streng anaeroben Organismen reihen sich ferner solche an, in denen nach Entziehung des Sauerstoffs Wachsthum oder sogar Vermehrung nur

1) Saussure, l. c., p. 79, 111; Borodin, Sur. l. respiration 1875, p. 6.

2) Saussure, l. c., p. 64. Näheres § 56.

3) Vgl. Kap. V. Einige Beobachtungen über die in Rüben absorbirten Gase bei Heintz (Bot. Jahresb. 1873, p. 360). Ferner über Kürbiskeimlinge Laskovsky (Versuchsstation 1874, Bd. 17, p. 223). Absorption in Zellwänden u. todten Pflanzen Böhm, Annal. der Chem. 1877, Bd. 185, p. 257; Bot. Ztg. 1883, p. 559.

4) Einige Angaben bei Dehérain u. Landrin, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 165; Compt. rend. 1875, Bd. 81, p. 198; Leclerc, ebenda 1875, Bd. 80, p. 26; Bonnier u. Mangin, l. c.

gewisse Zeit in minimaler oder auch in ausgedehnter Weise fortschreitet. Diese »temporären Anaeroben« bilden also den Uebergang zu den »permanenten Anaeroben«[1]), und manche derjenigen Organismen, die nach dem Wachsthumserfolg als Anaerobe angesprochen wurden, dürften zu den temporären Anaeroben gehören. Jedoch ist nicht zu bezweifeln, dass es neben denjenigen Wesen, die zeitweise den freien Sauerstoff bedürfen, auch solche giebt, die sich in permanenter Anaerobiose dauernd vermehren und erhalten, sofern stetig für Zufuhr von Nahrung gesorgt und die Anhäufung der hemmenden Stoffwechselproducte vermieden ist. Jedenfalls ist gewiss, dass bei Aussaat weniger Keime bestimmte Bacterien (z. B. gewisse Buttersäurebacterien) in 1 Liter Nährflüssigkeit sich allmählich zu sehr ansehnlicher Menge vermehren, also zahllose Generationen durchlaufen, obgleich in der Culturflüssigkeit bald nach Beginn des Wachsens dauernd jede Spur von Sauerstoff fehlte[2]).

Dagegen ist Saccharomyces cerevisiae u. s. w. selbst unter den besten Culturbedingungen ein temporärer Anaerob, der es allerdings nach Entziehung des Sauerstoffs zu einer 20—30fachen Vermehrung bringt[3]). Nicht ganz so ausgiebig wächst der ebenfalls sehr gährtüchtige Mucor racemosus, während Brefeld[4]) für Mucor mucedo und stolonifer, die in geringerem Grade Alkoholgährung bewirken, ein Wachsen ohne Sauerstoff nicht beobachtete. Falls alle Saccharomyceten ohne Sauerstoffzufuhr nicht unbegrenzt leben können, würden permanente Anaeroben nach den bisherigen Erfahrungen nur unter den Bacterien zu suchen sein[5]). Da es aber an kritischen Studien fehlt, so muss im Folgenden eine nähere Unterscheidung der permanenten und temporären Anaeroben unterbleiben.

Die Befähigung zu Anaerobiose findet sich begreiflicher Weise nur bei solchen Wesen ausgebildet, die wenigstens zeitweise auf Leben und Wirken ohne Sauerstoff angewiesen sind. Dahin zählen verschiedene pathogene Bacterien. Ferner ist es in dem Haushalt der Natur von hoher Bedeutung, dass das Zerstörungswerk fortgesetzt wird, nachdem im Inneren von organischen Substanzen durch Fäulniss, Gährung, Verwesung der Sauerstoff consumirt ist (§ 51). Mit dem durch diese Processe geschaffenen Mangel an Sauerstoff gehen dann, soweit es die Nährstoffe gestatten, die facultativen Anaeroben zu anaerobiotischer Thätigkeit über, während zugleich die bis dahin ruhenden Keime der obligaten Anaeroben Wachsthum und Thätigkeit aufnehmen. Nach Vollendung des Zerstörungswerkes findet der Regel nach der freie Sauerstoff wieder Zutritt. Jedoch lässt sich aus diesem Wechsel nicht folgern, dass es, wie es möglich ist[6]), auch

1) Diese Nomenclatur wurde von Beyerinck eingeführt. Ueber Butylalkoholgährung 1893, p. 46.

2) Beyerinck, Ueber Butylalkoholgährung 1893, p. 33, 47. (Sep. a. Verhdlg. der Akad. zu Amsterdam.) Neuerdings äussert Beyerinck (Centralbl. f. Bacter. II. Abth., 1897, Bd. 2, p. 41) Zweifel darüber, ob es permanente Anaeroben giebt.

3) Beyerinck 1893, l. c., p. 33, 47. Die temporäre Anaerobiose der Hefe wurde schon von Pasteur beobachtet.

4) Brefeld, Landw. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 293, 318; Diakonow, Bericht d. Bot. Ges. 1896, p. 2; Beyerinck 1893, l. c., p. 47.

5) Ueber einige temporär anaerobe Würmer etc. vgl. Bunge, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1883, Bd. 8, p. 48; 1888, Bd. 12, p. 565.

6) Einige Beobachtungen, nach denen bei constanten Culturbedingungen Wachs-

Organismen giebt, die sich auf die Dauer nur bei dem Wechsel zwischen anaerobiotischem und aerobiotischem Leben erhalten, die also unter keinen Umständen continuirlich als Anaeroben oder nur als Aeroben zu leben vermögen.

Die allgemeine Verbreitung von Anaeroben ergiebt sich daraus, dass in einer sauerstofffreien Nährlösung nach Impfung mit Gartenerde, Schlamm u. s. w. fast ausnahmslos verschiedene Bacterien erscheinen. Nach der Isolation dieser Anaeroben lässt sich ferner leicht darthun, dass einige nur bei Abschluss, andere aber auch bei Zutritt von Sauerstoff wachsen. Die so gewinnbaren Arten sind nur theilweise näher bekannt. Uebrigens kann hier nur kurz auf einige Species hingewiesen werden, die nach den bisherigen Erfahrungen als facultative oder als obligate Anaeroben anzusprechen sind[1]).

Obligate Anaeroben sind: Verschiedene Buttersäurebacterien (Granulobacter saccharobutyricum, butyricum (§ 103); einige Milchsäurebacterien(§ 103), Spirillum desulfuricans[2]), Bacillus denitrificans[3]), Clostridium foetidum, Bac. polypiformis, tetani, oedematis maligni (Flügge l. c.). Das anaerobe Clostridium Pasteurianum kann in symbiotischer Vereinigung mit gewissen anderen Bacterien auch aerob leben[4]). Ferner gelang es den Rauschbrandbacillus auch aerob zu cultiviren[5]).

Facultative Anaeroben: Gewisse Buttersäurebacterien (Granulobacter lactobutyricum) und Milchsäurebacterien (§ 103); einzelne stickstoffentwickelnde Bacterien (Burri u. Stutzer l. c.), gewisse thermophile Bacterien[6]), Bac. phosphorescens[7]); prodigiosus, typhi abdominalis; Spirillum cholerae asiaticae; Proteus vulgaris (Flügge l. c.). Als temporär anaerob sind von Beyerinck ausdrücklich Granulobacter polymyxa (ein Buttersäurebact. § 103) und ein Bact. termo[8]) bezeichnet. Ferner die schon genannten Saccharomyces-Arten.

Obligate Aeroben sind z. B. Bacillus subtilis, cyanogenus, aerophilus; Photobacterium luminosum, indicum[9]); Sarcina lutea. Eine freilich nur geringe Menge von Sauerstoff bedürfen und vertragen die Schwefelbacterien (§ 100, 102). Ferner sind z. B. obligat aerob Saccharomyces mycoderma[10]) und Rosa-Hefe.

---

thum und Thätigkeit allmählich erlahmt, lassen auch eine andere Deutung zu. Beispiele u. a. bei Beyerinck 1893, l. c., p. 9.

1) Weitere Angaben finden sich in der hier und fernerhin cit. Lit. Vgl. besonders Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 127; Liborius, Zeitschr. f. Hygiene 1896, Bd. I, p. 169.

2) Beyerinck, Centralbl. f. Bact. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 59.

3) Burri u. Stutzer, ebenda p. 431.

4) Vgl § 69. — Anderweitige Beobachtungen bei Kedrowski, Zeitschr. f. Hygiene 1895, Bd. 20, Heft 3.

5) Kitt, Centralbl. f. Bacter. 1895, Bd. 17, p. 168.

6) Rabinowitsch, Zeitschr. f. Hygiene 1895, Bd. 20, p. 154.

7) Beyerinck, L. Bactér. lumineus. 1889, p. 1. (Sep. a. Archiv. Néerland. Bd. 23.)

8) Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1897, Abth. II, Bd. 3, p. 41.

9) Beyerinck 1889, l. c.

10) Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1895, Abth. I, Bd. 1, p. 74.

§ 98. Der Betriebsstoffwechsel der Anaeroben. Fortsetzung.

Je nach den specifischen Eigenheiten und den obwaltenden Verhältnissen wird im Betriebsstoffwechsel der Aeroben und ebenso der Anaeroben für Erzielung der gleichen Erntemasse eine ungleiche Stoffmenge umgesetzt, d. h. in mehr oder weniger ökonomischer Weise gearbeitet (§ 66). In diesen Erwägungen kann es nicht überraschen, dass es ausser denjenigen Organismen, deren Gedeihen mit Gährung verknüpft ist, auch solche Anaerobe giebt, die bei sehr mässigem Stoffumsatz, also ohne Gährung wachsen und demgemäss in Bezug auf das erzielte Trockengewicht ökonomischer arbeiten als gährungserregende Aeroben. Ein bis zur Gährung erweiterter Betriebsstoffwechsel (§ 102) ist durchaus nicht eine generelle Bedingung für die Anaerobiose, zu der allerdings gewisse Organismen nur mit Hilfe der Gährthätigkeit befähigt sind. Zu diesen zählen die Hefepilze, die Bacterien der Buttersäuregährung, der Milchsäuregährung u. a. Doch scheint eine grosse, ja vielleicht die grösste Zahl der Anaeroben ohne Gährthätigkeit zu gedeihen, und viele sind augenscheinlich gar nicht zu auffälliger Gährthätigkeit befähigt. So wachsen die meisten der § 97 genannten pathogenen Bacterien, wie Bacill. cholerae asiat., typhi, ferner Bacill. polypiformis, u. s. w. ohne Gährung [1]). Auf diese ist auch nicht Bacill. prodigiosus angewiesen, der bei Gegenwart von Zucker Gährthätigkeit entwickelt (Liborius, l. c.). Bei richtiger Auswahl der Nährstoffe dürften zwar nicht alle, aber doch viele der typischen Gährungserreger ohne auffällige Gährthätigkeit zu gutem Wachsthum zu bringen sein.

Das Wachsen steht überhaupt nicht in einem proportionalen Verhältniss zu der im Betriebsstoffwechsel disponibel werdenden Energie (§ 105). Es ist ja auch bekannt, dass die Hefe bei Sauerstoffmangel trotz der ausgiebigen Gährung (und Wärmebildung) nach einiger Zeit ihr Wachsthum einstellt, dass dieses überhaupt zum Stillstand gebracht werden kann, während der anaerobe oder aerobe Betriebsumsatz sehr energisch fortdauert (§ 104). Durch bestimmte Eingriffe ist es also erreichbar, dass in einem gegebenen Falle ein facultativer Anaerobe ökonomischer bei Mangel, als bei Zutritt von Sauerstoff arbeitet. Ein solches Verhältniss dürfte sich aller Voraussicht nach auch dann einstellen, wenn durch eine mässige Sauerstoffzufuhr das Wachsthum, aber nicht die Stoffwechselthätigkeit eines obligaten Anaeroben lahm gelegt wird. Abgesehen von diesen Wesen wird es ohne Frage durch entsprechende Ernährungs- und Culturbedingungen öfters erreichbar sein, dass ein facultativer Anaerobe am besten bei Mangel von Sauerstoff wächst [2]).

Nach den Erörterungen in § 94—97 und 77—78 ist es selbstverständlich, dass auch im anaerobiotischen Betriebsstoffwechsel die Verwendbarkeit und die Verarbeitung eines Stoffes von den specifischen Befähigungen des Organismus

---

1) Vgl. Liborius, Ztschr. f. Hygiene 1886, Bd. I, p. 172, Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 127.

2) Nach L. Rabinowitsch (Zeitschr. für Hygiene 1895, Bd. 20, p. 159) gedeihen die thermophilen Bacterien in niedriger Temperatur besser bei Mangel von Sauerstoff.

abhängt, dass aber die Producte nach Nährmaterial, äusseren Bedingungen, Entwickelungsstadien u. s. w. in gewissen Grenzen variiren. Alle diese und andere Forderungen finden in der That in den Erfahrungen, die besonders in Bezug auf die Gährungsvorgänge vorliegen, ihre volle Bestätigung. Ferner ist es leicht zu verstehen, dass derselbe facultative anaerobe Organismus mit Hilfe der Sauerstoffathmung durch Verarbeitung mannigfacher, in der anaerobiotischen Thätigkeit aber nur durch Umsatz eines oder einiger Stoffe gedeiht. So vermögen bekanntlich die Sprosspilze nur bestimmte Zuckerarten zu vergähren und unter diesen Umständen anaerobiotisch zu wachsen, während sie bei Zutritt von Sauerstoff ohne Gährthätigkeit mit sehr verschiedenen Stoffen cultivirbar sind[1]).

Wie die Alkoholhefe (§ 103) bedürfen auch gewisse Bacterien bestimmte Zuckerarten für das anaerobiotische Leben, zu dem andere Arten bei Ernährung mit verschiedenen Stoffen befähigt sind. So gedeihen gewisse anaerobe Buttersäurebacterien ausser mit Invertzucker und Mannit mit Glycerin, andere aber mit Milchsäure (§ 103). Ferner sind Bacterien bekannt, die z. B. mit Weinsäure[2]), Citronensäure, Aepfelsäure als einziger organischer Nahrung oder erst nach Zugabe von Pepton wachsen, das auch für sich allein[3]) bestimmten Spaltpilzen zur Anaerobiose ausreicht. Diese wird also schon nach den bisherigen Erfahrungen[4]) mit recht verschiedenen Verbindungen ausgeführt und die Zahl dieser wird sich noch sehr erheblich vermehren, wenn insbesondere auch die nicht gährenden Anaeroben ausgedehnter in den Kreis der vergleichenden Studien gezogen sind. Diese werden ohne Frage verschiedentlich Organismen kennen lehren, die bei Mangel von Sauerstoff ebensowohl mit, als ohne Gährung gedeihen (Bac. prodigiosus § 97), die gewöhnlich durch Zugabe von Zucker befördert wird[5]). Doch ist das augenscheinlich nicht immer der Fall, und wahrscheinlich giebt es Organismen, die wohl mit anderen Verbindungen, aber nicht mit einem Kohlenhydrat anaerobiotisch leben.

Den specifischen Befähigungen und Eigenschaften entsprechend, werden in dem anaerobiotischen Stoffwechsel sehr verschiedene Producte gebildet. Es ist z. B. bekannt, dass die Bierhefe bei Verarbeitung von Zucker als ein Hauptproduct Aethylalkohol, eine bestimmte Bacterienart aber Butylalkohol oder Milchsäure oder Buttersäure u. s. w. oder gleichzeitig verschiedenartige Körper erzeugt. Ebenso bringt es die besonders gerichtete Stoffwechselthätigkeit mit sich, dass derselbe Organismus bei erfolgreicher Verarbeitung verschiedener Nährstoffe im allgemeinen dieselben Hauptproducte zu Tage fördert. Alle diese Körper aber, welche während der Thätigkeit dauernd gebildet und secernirt werden, darf man zunächst mit einiger Berechtigung als directe oder indirecte Producte des Betriebsstoffwechsels

1) Vgl. z. B. Laurent, Annal. d. l'Instit. Pasteur 1889, Bd. 3, p. 114; Beyerinck Centralbl. f. Bacter. 1892, Bd. 11, p. 70. (Bokorny, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1897, Bd. 66, p. 114.)

2) Es war das schon Pasteur bekannt. (Etude s. l. bière 1876, p. 279.)

3) Liborius, l. c., p. 168; Beyerinck, Bot. Ztg. 1891, p. 745. Vgl. auch § 66.

4) Diese sind bei Flügge, l. c., p. 219 ff. u. in der übrigen hier cit. Lit. zu finden. Die meisten Erscheinungen sind nur nebenbei und zumeist in Bezug auf Gährungsorganismen gewonnen.

5) Liborius, l. c., p. 168; Lüderitz, Zeitschrift für Hygiene 1889, Bd. 5, p. 154; Smith, Centralbl. f. Bacter. 1893, Bd. 14, p. 865; 1895, Bd. 18, p. 1. Die Annahme von Smith, dass Gährung nur mit Zucker zu Stande komme, ist irrig.

ansprechen. Dazu gehört das ganze Heer der Gährproducte, denn, soweit sich übersehen lässt, giebt es unter diesen keine Verbindung, die nicht in dem anaerobiotischen Stoffwechsel irgend eines Organismus, sei es mit oder ohne Gährung, erzeugt wird, während verschiedene Körper bei den aerobiotischen Gährungen nicht auftreten.

Bei Berücksichtigung aller Organismen werden somit als anaerobiotische Producte u. a. gefunden: Alkohole (Aethyl-, Butyl-, Amylalkohol, Mannit u. s. w.), Säuren (Buttersäure, Milchsäure, Essigsäure, Propionsäure, Oxalsäure, Citronensäure, Bernsteinsäure, Valeriansäure, Ameisensäure u. s. w.). Ausserdem treten namentlich bei Verarbeitung von Proteinstoffen u. a. auf: Ammoniak, Amidosäuren der Fettreihe, Leucin, Tyrosin, Skatol und andere aromatische Körper, sowie Schwefelwasserstoff, Methylmercaptan und andere übelriechende Gase. Von Gasen kommt ferner zuweilen Methan, Kohlenoxyd, Stickstoff, häufiger Wasserstoff und der Regel nach Kohlensäure zum Vorschein [1]).

Selbst dann, wenn gleichzeitig recht verschiedene Producte entstehen, erzeugt ein Organismus wohl niemals alle die genannten Stoffe. In anderen Fällen, wie in der Alkohol- und Milchsäuregährung (§ 103) tritt der Hauptsache nach eine Spaltung in zwei Hauptproducte ein, doch werden selbst in diesen Organismen fünf bis sechs Proc. des Zuckers zu anderen Producten verarbeitet. Vielfach wird übrigens ein Theil der Producte nicht in dem eigentlichen Betriebsumsatz, sondern in vorbereitenden Operationen und in secundären Reactionen erzeugt. Zuweilen ist ein solcher Ursprung bestimmt nachzuweisen, jedoch ist es bei der anaerobiotischen Thätigkeit im allgemeinen noch schwieriger, als bei der aerobiotischen Thätigkeit zu präcisiren, was in dem eigentlichen Betriebsstoffwechsel und was in anderen Reactionen auftritt (vgl. § 77). An dieser Stelle können wir indess nicht näher auf diese Fragen und auf die Beobachtungen eingehen, welche den Erwartungen gemäss lehren, dass durch das Nährmaterial, sowie durch äussere Einflüsse eine oft erhebliche Variation, insbesondere der nebensächlichen Gährproducte veranlasst wird.

Unter den eigentlichen Producten der anaeroben Athmung ist wohl keines, das nur von einem einzigen Organismus erzeugt wird. Auch der Aethylalkohol wird nicht nur von Saccharomyceten, sondern auch von verschiedenen Bacterien. und bei Sauerstoffmangel in höheren Pflanzen gebildet. Ferner wird kein Product von allen Organismen erzeugt, ja selbst die Kohlensäure scheint fehlen zu können. Denn Ad. Mayer [2]) vermisste dieselbe bei der Milchsäuregährung und Burri und Stutzer [3]) bei einer Vergährung des Salpeters, in welcher in grosser Menge Stickstoff entbunden wurde. Auch berichtet Pammel [4]) über einige Gährungen, in welchen jede Gasbildung gefehlt haben soll.

Da sehr wohl Zerspaltungen und Umlagerungen ohne Formirung von Kohlensäure denkbar sind, so kann diese nicht als ein allgemein nothwendiges Product

---

1) Vgl. z. B. Flügge, l. c., Bd. I, p. 168, 219 ff. Die hauptsächliche Lit. ist hier citirt. Vgl. ferner § 103.

2) Ad. Mayer, Centralblatt für Bacter. 1892, Bd. 12, p. 99. — Da es verschiedene Milchsäurebacterien giebt, so steht nicht im Widerspruch, dass Kayser (Annal. d. l'Institut Pasteur 1894, Bd. 8, p. 743) in seinen Versuchen Kohlensäure fand.

3) Burri u. Stutzer, Centralbl. f. Bacter. 1895, I, Bd. 1, p. 427.

4) Pammel, Centralbl. f. Bacter. 1896, II, Bd. 2, p. 633.

des anaeroben Stoffwechsels bezeichnet werden. In diesem entstehen, soweit bekannt, immer auch nichtgasförmige Stoffe, die natürlich so gut wie die Gase secernirt und entfernt werden müssen, wenn eine hemmende Anhäufung der Producte vermieden werden soll. Theoretisch sind übrigens mit Energiegewinn verknüpfte anaerobe Umsetzungen denkbar, die, wie der Zerfall der Ameisensäure in CO_2 und H, des Nitroglycerins u. s. w., nur gasförmige Producte liefern.

Historisches. Dass Spalt- und Sprosspilze ohne freien Sauerstoff wachsen, wurde von Pasteur[1]) erwiesen, und mit Unrecht wurden fernerhin Zweifel an der Beweiskraft der Experimente dieses Forschers erhoben. Denn wenn auch die Culturflüssigkeit zunächst noch Spuren von Sauerstoff enthält, so werden diese doch sehr bald, wie Pasteur richtig erkannte, durch die energische Sauerstoffathmung der Mikroorganismen entfernt (§ 95, 52), so dass die massenhafte Vermehrung, welche in einer grossen Menge der Nährflüssigkeit wochenlang anhält, sich sicherlich in einem absolut sauerstoffreien Raum abspielt. Da aber die minimale Aussaat jedenfalls nur eine geringe Menge von Sauerstoff enthält, so ist zugleich erwiesen, dass das anaerobe Leben nicht durch eine in dem Organismus aufgespeicherte Sauerstoffreserve (§ 101) ermöglicht und bedingt ist. Dieses geht auch aus dem von Pasteur[2]) gelieferten Nachweis hervor, dass bei Darbietung von Nährstoffen, die nur aerobes Leben gestatten, das Wachsen unterbleibt, sofern der Sauerstoff fehlt. Um Wachsthum zu ermöglichen muss also jedenfalls durch den anaerobiotischen Stoffwechsel die nöthige Betriebsenergie gewonnen werden (§ 105). Ob durch diese ein unbegrenztes anaerobes Leben erreichbar ist, wurde nicht endgiltig durch Pasteur entschieden, der übrigens das nur begrenzte Wachsen der gährenden Hefe erkannte. Bestehen über die begrenzte oder unbegrenzte Befähigung der einzelnen Organismen auch heute noch Controversen, so sind doch durch die Studien von Traube (1874), Hüfner (1876), Nägeli (1879), Nencki (1880), Liborius (1886) u. a.[3]) längst alle Zweifel über die Existenz anaerober Wesen zum Schweigen gebracht.

Methodisches. Um einfach die Existenz anaerober Organismen zu demonstriren, ist folgende Versuchsanstellung geeignet. Eine Kochflasche von ca. 300 ccm (Fig. 65) wird zu $^2/_3$ mit schwach alkalischer Nährlösung gefüllt, die 5 Proc. Zucker, 1 Proc. Fleischextract, 1 Proc. Pepton enthält und durch Indigocarmin blau gefärbt ist. Nach dem Impfen mit einer Spur geeigneter Faulflüssigkeit wird Wasserstoff durchgeleitet, bei *a* abgeschlossen und der Apparat in einen warmen Raum gestellt. Nach der baldigen Reduction des Indigos, zeigt die fortschreitende Trübung die massenhafte Entwickelung von anaeroben Bacterien in einer Flüssigkeit an, deren Sauerstofffreiheit durch die Reduction des Indigos garantirt ist und durch die Blaufärbung beim nachherigen Durchblasen von Luft demonstrirt wird.

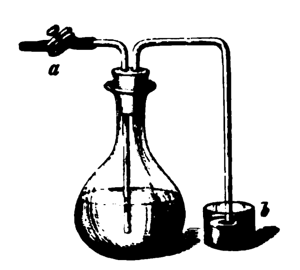


Fig. 65. *a* Quetschhahn, *b* Quecksilber.

1) Pasteur, Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 344, 1260; 1863, Bd. 56, p. 1192; 1872, Bd. 75, p. 784; 1875, Bd. 80, p. 472; Étude s. l. bière 1876.

2) Pasteur, Jahresb. d. Chem. 1861, p. 724; Étude s. l. bière 1876, p. 257.

3) Die Lit. ist z. B. zu finden bei Hüppe, Method. d. Bakterienforschung 1891, V. Aufl., p. 354; Flügge, l. c., p. 125.

Auf die verschiedenen Methoden, die zur Cultur von Anaeroben angewandt sind, kann hier nicht eingegangen werden [1]). Ausser durch Durchleiten von reinem Wasserstoff wird eine sehr weitgehende Entfernung des Sauerstoffes erreicht, wenn man einen Kolben mit der geimpften Nährflüssigkeit beschickt und dann durch Evacuiren mittelst der Wasserstrahlpumpe bei etwa 30 C zum Sieden bringt. Nachdem dann etwa 1/3 des Inhaltes als Wasserdampf ausgetrieben ist, wird der ausgezogene Hals des Kolbens abgeschmolzen. Handelt es sich um Culturen in Nährgelatine u. s. w., so wird Wasserstoff durch die verflüssigte oder über die in einer geeigneten Kammer ausgegossene Gelatine geleitet. Uebrigens kommen auf Nährgelatine auch die sauerstoffempfindlichsten Anaeroben zur Entwickelung, wenn man sie ohne weiteres in Petrischalen oder auch in Reagensröhrchen in einen sauerstofffreien Raum bringt. Zu dem Ende wird die Glasglocke *a* (Fig. 66) nach Oeffnen des Glashahns *c* ausgepumpt und diese Operation einigemal wiederholt, nachdem jedesmal zuvor Wasserstoff bei *d* zugelassen ist. Wird die mit Luftpumpenfett aufgesetzte Glocke, so wie es aus der Figur zu ersehen ist, in Wasser gestellt und kommen ausserdem Glashähne bester Qualität zur Verwendung, so ist es bei sorgfältigem Arbeiten auf diese Weise leicht, eine allen Anforderungen entsprechende Sauerstofffreiheit zu erhalten und zu bewahren. Der Wasserstoff wird schon sehr sauerstofffrei, wenn man die Säure (Abbildung des Entwickelungsapparates in Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 637) mit Paraffinöl bedeckt. Noch weiter kommt man, indem man durch geeignete Verbindung mit einem zweiten Wasserstoffapparate dafür sorgt, dass in dem Entwickelungsapparate der Raum oberhalb der Säure dauernd mit reinem Wasserstoff erfüllt ist.

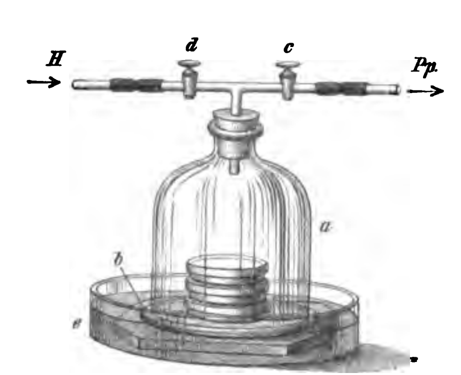


Fig. 66. *e* Schale mit Wasser.

Ausserdem wird Cultur und Isolation der Organismen in der üblichen Weise gehandhabt (vgl. § 66). Handelt es sich um den mikroskopischen Verfolg der Entwickelung, so kann man mit Hilfe von Gaskammern unschwer die genügende Sauerstofffreiheit herstellen. Durch Ueberleiten eines Gasgemisches oder einfacher durch entsprechendes Evacuiren lässt sich auch jede gewünschte Partiärpressung des Sauerstoffs erreichen und unterhalten. Die von mir angewandte Methode, sowie die Construction einer zu diesem Zwecke geeigneten Gaskammer ergiebt sich aus den Mittheilungen von Clark [2]). Aufsammlung der Gase, sowie die Bestimmung dieser und der übrigen Stoffwechselproducte ist nach den üblichen Methoden auszuführen.

---

1) Vgl. Hüppe, Methoden der Bacterienforschung 1891, V. Aufl., p. 354; Novy, Centralblatt für Bacter. 1893, Bd. 14, p. 581, 566; Beyerinck, Butylferment 1893, p. 17 u. s. w.

2) Clark, Bericht d. Bot. Ges. 1888, p. 273. Vgl. Bot. Ztg. 1887, p. 31.

§ 99. Die intramoleculare Athmung der Aeroben.

Wird lebensthätigen Aeroben durch Wasserstoff oder Evacuation u. s. w. der Sauerstoff entzogen, so fahren sie zunächst fort, Kohlensäure zu produciren, und das Erlöschen dieser Exhalation ist ein sicheres Zeichen des Todes. Ebenso verhalten sich die Anaeroben, sofern die dargebotene Nahrung ein normales Leben ohne Sauerstoff nicht gestattet. Ohne dass nähere Studien vorliegen, darf man doch mit Sicherheit annehmen, dass auch in der für das Gedeihen unzureichenden intramolecularen Athmungsthätigkeit der obligat und facultativ anaeroben Mikroorganismen mannigfache und nicht immer dieselben Stoffwechselproducte entstehen. Diese Producte scheinen in den übrigen Pflanzen zumeist ähnlich auszufallen, wie bei der Alkoholgährung, in der ebenfalls je nach den Organismen, neben Alkohol und Kohlensäure eine grössere oder geringere Menge von anderen Körpern gebildet wird (§ 103). Wenigstens ist auch in den höheren Pflanzen, in Hutpilzen u. s. w.[1]) durchgehends Alkohol gefunden worden, und Geruch und Geschmack verrathen, dass in der intramolecularen Athmung Stoffe auftreten, die bei Zutritt von Sauerstoff nicht bemerklich werden. Zu solchen Producten gehört auch der Wasserstoff, der auch von einzelnen höheren Pflanzen, wie es scheint, von solchen erzeugt wird, die Mannit verarbeiten[2]).

Analog wie bei den Anaeroben hängt auch bei den Aeroben die Ausgiebigkeit und die Bedeutung der intramolecularen Athmung sowohl von den specifischen Eigenschaften der Pflanze, als auch von dem dargebotenen Materiale ab. Bei Mangel von vergährbarem Zucker bringt es z. B. die Bierhefe nach Entziehung des Sauerstoffs nur zu einer sehr mässigen Kohlensäureentwickelung und geht bald zu Grunde, auch wenn ihr Chinasäure mit Pepton, also eine Nahrung zu Gebote steht, mit der sie bei Luftzutritt ganz gut fortkommt[3]). Dasselbe gilt für den schwach gährungserregenden aeroben Mucor stolonifer, sowie für Penicillium glaucum und Aspergillus niger[4]), deren Kohlensäurebildung, auch bei Genuss von Zucker, nach Entziehung des Sauerstoffs stark reducirt ist. Jedoch wird mehr Kohlensäure producirt, als bei Verarbeitung von Chinasäure, die für diese Pilze bei aerobiotischem Leben eine ungefähr gleich gute Nahrung

1) Müntz (Annal. d. chim. et d. physiqu. 1876, V. sér., Bd. 8, p. 86) vermisste Alkohol selben nur bei Polyporus destructor.

2) Müntz, l. c., p. 67, u. in Boussingault's Agronom., Chim. agricol. et physiol. 1878, Bd. 6, p. 211 für Hutpilze. De Luca, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 6, p. 292 für Oliven, Liguster etc. — Nach Diakonow (Bericht d. Bot. Ges. 1886, Bd. 4, p. 4) bildet das Mannit führende Penicillium glaucum keinen H, doch könnte das mit der sehr geringfügigen anaeroben Athmungsthätigkeit zusammenhängen. Selmi (Bot. Jahresb. 1876, p. 116) giebt Entwickelung von H durch Schimmelpilze an.— Die älteren Angaben von Humboldt und von Marcet über die Production von H durch Hutpilze dürften wohl durch Operation in zu sauerstoffarmen Raume veranlasst sein.

3) Chudiakow, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 489; Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1885, Bd. I, p. 635.

4) Diakonow, Bericht d. Bot. Ges. 1886, p. 2. Archiv. slaves d. Biolog.; Botan. Centralbl. 1894, Bd. 59, p. 182. Vgl. Pfeffer, l. c., p. 659.

ist wie Zucker (§ 66). Entsprechend dieser verminderten anaeroben Stoffwechselthätigkeit wird Penicillium und Aspergillus schon bei einstündiger Entziehung des Sauerstoffs stark geschädigt oder getödtet. Jedoch vermögen beide, wenn ihnen Zucker zur Verfügung steht, ihr Leben etwas länger zu fristen, als wenn sie auf Chinasäure angewiesen sind.

Ohne zureichende Befriedigung muss ja der Betriebsstoffwechsel und die mit diesem in wechselseitiger Verkettung sich abspielende Lebensthätigkeit unvermeidlich allmählich erlöschen, gleichviel ob es in dem nach Thätigkeit strebenden Protoplasten an Nährstoffen mangelt, oder ob diese in den Aeroben wegen Mangel des Sauerstoffs nicht in zureichender Weise verarbeitet werden können. Begreiflicher Weise vermag aber der anaerobe Stoffwechsel, auch wenn er ein Gedeihen nicht ermöglicht, doch für gewisse Zeit das Zugrundegehen zu verhüten. Wie weit das gelingt, das hängt in allen Fällen von den specifischen Eigenschaften und von der Natur der zur Verfügung stehenden Nahrung ab. Jedoch wird diese begrenzte Fähigkeit bei intensiver Thätigkeit zeitlich schneller durchlaufen. Dementsprechend erhält sich bei niedriger Temperatur ein Aerobe viel länger am Leben. So trat z. B. das Erlöschen der Kohlensäureproduction und der Lebensfähigkeit in den Keimlingen von Zea mays bei 40 C nach 12, bei 18 C nach 24 Stunden und bei tiefer Temperatur erst nach einigen Tagen ein, nachdem bis dahin in allen Fällen ungefähr dieselbe Kohlensäuremenge erzeugt worden war[1]). In diesen Erwägungen ist es auch verständlich, dass mit geringer Thätigkeit sehr gewöhnlich eine längere Lebensdauer im sauerstofffreien Raume verknüpft ist. In diesem bleiben bei mässiger Temperatur Aepfel, Birnen u. s. w. selbst monatelang am Leben[2]), und während fünf Monaten hatten z. B. in den Versuchen von Lechartier und Bellamy zwei Birnen (= 282 gr. 1762 ccm CO_2 producirt. Dagegen gehen, wie schon erwähnt, die schnell arbeitenden Schimmelpilze bald zu Grunde. Das Gleiche gilt für die streng aeroben Bacterien[3]). Denn Spirillum undula pflegt z. B. nicht zum Leben zurückzukehren, wenn ihm während $^1/_2$—1 Stunde der freie Sauerstoff völlig mangelt. In diesen und ähnlichen Fällen ist schon wegen der kurzen und begrenzten Thätigkeit Mangel an Nahrung und Schädigung durch Stoffwechselproducte ausgeschlossen[4]).

Nach der Umsatzgrösse kann natürlich, ebensowenig wie bei Anaerobiose, die Bedeutung der intramolecularen Athmung für die Erhaltung des Lebens bemessen werden. Von den Eigenheiten der Organismen hängt es auch ab, ob nach Entziehung des Sauerstoffs ein grösseres oder geringeres Quantum von Nährmaterial in den Umsatz gerissen wird. Mag sich vielfach sogleich eine Reduction einstellen, so tritt doch bei gewissen Phanerogamen eine Steigerung ein. Denn dieses ist der

1) Chudiakow, l. c., p. 360. Vgl. auch Palladin, Revue général. d. Bot. 1894 Bd. 6, p. 201. — Die Angaben Brefeld's (Landw. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 327), nach denen Keimpflanzen sich wochen- und monatelang am Leben erhalten, bedürfen der Nachprüfung.

2) Lechartier und Bellamy, Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1204; 1874, Bd. 79, p. 949 u. 1006; Kny, Bericht d. bot. Ges. 1889, p. 164 (Kartoffelknollen).

3) Ueber intramoleculare Athmung aerober Bacterien vgl. Hesse, Zeitschr. für Hygiene u. Infectionskrankheiten 1893, Bd. 15, Heft I; Smith, Centralbl. f. Bacter. 1895, Bd. 18, p. 4.

4) Vgl. Chudiakow, l. c., p. 364.

Fall, wenn in der intramolecularen Athmung gleichviel[1]) oder sogar mehr[2]) Kohlensäure producirt wird, als in der Sauerstoffathmung. Auch sprechen Erfahrungen Palladin's[3]) für eine Steigerung des intramolecularen Stoffumsatzes in Keimpflanzen.

Nach den mitgetheilten Erfahrungen über Saccharomyces und über aerobe Pilze ist es in Hinsicht auf die Aehnlichkeit der Stoffwechselproducte nicht unwahrscheinlich, dass auch in der intramolecularen Athmung der höheren Pflanzen vorwiegend Zuckerarten verarbeitet werden[4]). Dieses ist mit Hilfe der vorbereitenden Umsetzungen auch da möglich, wo in jedem Augenblicke nur minimale Zuckermengen vorhanden sind. Jedenfalls lehren die directen Versuche mit Schimmelpilzen und mit Saccharomyces, dass es sich nicht schlechthin um Verarbeitung von Proteinstoffen handelt. Denn diese sind sogar in Verband mit Chinasäure u. s. w. zu längerer Unterhaltung der intramolecularen Athmung nicht geeignet, während sie gewissen anaeroben Bacterien zur vollen Befriedigung der Bedürfnisse ausreichen.

Eine Fortdauer der Kohlensäurebildung nach Ausschluss von Sauerstoff wurde u. a. schon von Rollo, Saussure, Bérard[5]) beobachtet. Jedoch wurde auf diese Befunde kein Werth gelegt, ebenso nicht auf die Bildung von Alkohol, den verschiedene Forscher[6]) in Früchten u. s. w. nach dem Aufenthalt in einem sauerstofffreien Raum fanden. Allerdings ist auf die meisten dieser Versuche nicht viel Gewicht zu legen, da nicht genügende Sorgfalt auf den Ausschluss von freiem Sauerstoff oder von Mikroorganismen verwandt war. In Bezug auf den letztgenannten Punkt sind auch nicht alle Versuche von Lechartier und Bellamy (l.c.), Pasteur[7]), Traube[8]) einwandsfrei, die aber, ebenso wie die Experimente von Brefeld (l. c.) und von Müntz (l. c.) die Production von Kohlensäure und Alkohol in der intramolecularen Athmung für die verschiedensten Pflanzen sicherstellten.

Entgegen der Annahme Wortmann's[9]), es werde mit und ohne Sauerstoff gleichviel Kohlensäure gebildet, ergaben die in meinem Institut ausgeführten Untersuchungen Wilson's[10]), dass der Quotient $\frac{J}{N}\left(\frac{\text{Intramol. Athmung}}{\text{Sauerstoffathmung}}\right)$ sogar

1) Das trifft zu für Keimpflanzen von Vicia faba u. von Ricinus. Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 637.

2) Das thuen nach Diakonow (Bericht d. Bot. Ges. 1886, p. 412) die Samenlappen von Vicia faba und von Pisum sativum.

3) Palladin, Bot. Centralbl. 1888, Bd. 33, p. 102.

4) Nach Palladin (Rev. général. d. Bot. 1894, Bd. 6, p. 209) steigert die Zufuhr von Zucker die intramoleculare Athmung etiolirter Keimpflanzen. Der Consum von Kohlenhydraten in der intramolecularen Athmung von Früchten u. s. w. wurde z. B. festgestellt von Lechartier u. Bellamy, Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 466; Pasteur, Étude s. l. bière 1876, p. 260; de Luca, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI. sér., Bd. 6 p. 302.

5) Rollo, Annal. d. chimie 1798, Bd. 25, p. 42; Saussure, Rech. chimiqu. 1804 p. 201; Bérard, Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 16, p. 714. — Aus jüngerer Zeit vgl. Broughton, Bot. Ztg. 1870, p. 647; Pfeffer, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1871, Bd. 1, p. 34.

6) So Dumont (Neues Journal für Pharmacie 1819, Bd. 3, p. 568); Döbereiner (Gilbert's Annal. d. Physik 1822, Bd. 72, p. 430). Andere Lit. bei Döpping u. Struve, Journal f. prakt. Chem. 1847, Bd. 41, p. 271.

7) Pasteur, Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056 u. l. c.

8) Traube, Bericht d. chem. Ges. 1874, p. 885.

9) Wortmann, Unters. a. d. bot. Institut zu Würzburg 1880, Bd. II, p. 500.

10) Wilson, Flora 1882, p. 93.

für verschiedene Theile derselben Pflanze verschieden ausfällt, sich bei Phanerogamen und Hutpilzen aber zumeist zwischen 0,2 und 1 bewegt. Auf Grund dieser Versuche wurde dann von mir[1]) dargelegt, dass es sich in der intramolecularen Athmung nicht, wie Nägeli[2]) annahm, um eine Absterbungserscheinung, sondern um eine normale Reaction und Thätigkeit des lebensthätigen Organismus handelt, die in der § 102 näher darzulegenden Weise mit der Sauerstoffathmung causal verkettet ist. Demgemäss wird die intramoleculare Athmung nach Entziehung des Sauerstoffs sogleich mit der den obwaltenden Verhältnissen entsprechenden Energie aufgenommen, um bei Zufuhr von Sauerstoff alsbald wiederum in die volle aerobe Athmung überzugehen. Erst wenn nach längerer oder kürzerer Zeit die intramoleculare Kohlensäureproduction abzunehmen, also eine Schädigung bemerklich zu werden beginnt, vermag die Pflanze nicht sogleich wiederum die volle Sauerstoffathmung zur Geltung zu bringen. Die Resultate dieser Untersuchungen sind im wesentlichen bestätigt durch Möller, Ber. d. Botan. Gesellsch. 1884, p. 307; Jentys, Botan. Jahresber. 1884, p. 89; Stich, Flora 1891, p. 21; Amm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 1; Chudiakow 1894 l. c. Von Chudiakow wurde auch festgestellt, dass der Quotient $\frac{J}{N}$ mit der Temperatur sich nicht wesentlich ändert, dass also die Sauerstoffathmung und die Spaltungsathmung durch die Temperatur in gleichem Maasse beschleunigt werden (§ 104). Ferner wurden bereits die Studien Diakonow's mit Schimmelpilzen berücksichtigt. Ebenso wurde schon mitgetheilt, dass einzelne Pflanzen auch Wasserstoff entwickeln.

Alkohol. Dieser tritt bei Ausschluss von Sauerstoff in veränderlicher Menge auf, wie aus den Bestimmungen von Pasteur, Brefeld und Müntz zu ersehen ist. Nach Brefeld (l. c. p. 327) überschreitet in Blättern und Blüthen der Alkohol nicht $^1/_2$ Proc. des Frischgewichts, erreicht dagegen in Kirschen 1,8—2,5 Proc., in Erbsenkeimlingen sogar 5 Proc. Brefeld's Beobachtungen über Alkoholbildung in Penicillium dürften sich auf einen anderen Pilz, als das von Diakonow benutzte Penicillium glaucum beziehen, das, wie mitgetheilt ist, ohne Sauerstoff schnell abstirbt. Auch Elfving'[3]) beobachtete keine merkliche Alkoholproduction durch Penicillum glaucum in Culturflüssigkeiten, in welchen ähnliche Pilzformen reichlich Alkohol erzeugten (über die Grenzwerthe der Alkoholbildung durch Gährungsorganismen vgl. S. 103). Ausser Alkohol werden auch in den höheren Pflanzen wahrscheinlich verschiedene Stoffe, darunter wohl öfters organische Säuren producirt. Dieser und anderer Ursachen halber wird in der intramolecularen Athmung vermuthlich kein ganz bestimmtes Verhältniss zwischen Alkohol und Kohlensäure eingehalten[4]).

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 637. — Hier ist auch der Apparat abgebildet, der im Wesentlichen darauf herauskommt, die Luft durch Wasserstoff zu verdrängen und die Kohlensäure durch einen Wasserstoffstrom in Barytwasser überzuführen. Nach dieser Methode haben fernerhin die meisten Forscher gearbeitet.

2) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 48.

3) Elfving, Einwirkung d. Lichts auf Pilze 1890, p. 123.

4) Godlewski, Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau, Juli 1897.

§ 100. Die Mechanik und die Ursachen der physiologischen Verbrennung.

Schon die Thatsache, dass die Athmung mit dem Leben erlischt, kann keinen Zweifel lassen, dass dieselbe durch die lebendige Thätigkeit vermittelt und regulirt wird. Durch diese und den mit ihr verknüpften Stoffumsatz werden continuirlich, gleichviel auf welche Weise, die Bedingungen geschaffen, welche die physiologische Verbrennung der bradoxydablen Stoffe herbeiführen und es bewirken, dass der neutrale Sauerstoff in entsprechendem Maasse, also nach Maassgabe der entwickelten Affinitäten in den Stoffwechsel gerissen wird. Mit der Realisirung dieses Betriebsstoffwechsels wird aber, wie im lodernden Feuer, selbstthätig dafür gesorgt, dass die Fackel des Lebens und mit dieser die Athmung nicht erlischt.

Weil die eigene Thätigkeit den Consum von Sauerstoff ebenso gut wie den Consum der Nährstoffe regulirt (§ 22), hat nach voller Befriedigung des Bedürfnisses die fernere Zugabe von Sauerstoff eine analoge Bedeutung und keinen grösseren Einfluss, als die übermässige Zuführung eines Nährstoffes. In der That wird in sehr vielen Pflanzen die Athmungsgrösse nicht wesentlich modificirt, wenn der Sauerstoff der Luft auf die Hälfte reducirt oder auf die 5—10fache Dichte gebracht ist. In diesem Falle sammelt sich in der Zelle unvermeidlich ein Ueberschuss von freiem Sauerstoff, der im Protoplasma und Zellsaft auch schon unter normalen Verhältnissen vorhanden ist, wie dieses u. a. die lebendige Thätigkeit aerober Organismen beweist, die in den Vacuolen von Vaucheria[1]) oder von Myxomyceten[2]) eingeschlossen sind. Somit ist jeder Theorie der Boden geraubt, welche ein Fehlen des freien Sauerstoffs im Inneren des Protoplasten voraussetzt und dieserhalb die physiologische Verbrennung auf die äusserste Schicht des Protoplasmas einschränkt[3]).

Uebrigens versteht es der Protoplast, die letzten Spuren von Sauerstoff zu beschlagnahmen, und jederzeit kann natürlich die Luft so weit verdünnt werden, dass das Sauerstoffbedürfniss des Organismus nicht mehr völlig befriedigt wird. Da dieses bei höheren Pflanzen nicht zu befürchten ist, so lange (bezogen auf normalen Luftdruck) der Sauerstoffgehalt nicht unter 5—8 Proc. sinkt[4]), so vermögen die Pflanzen auf den höchsten Bergen noch gut zu gedeihen. Doch kann natürlich durch Erschwerung der Aufnahme, z. B. durch Bestreichen mit Fett, selbst in sauerstoffreicher Luft eine ungenügende Versorgung herbeigeführt werden (vgl. § 29—32). Andererseits kommt den Bacterien ihre grosse Austauschfähigkeit zu gute, und die Schwefelbacterien sind geradezu darauf angewiesen, den ansehnlichen Sauerstoffbedarf aus grösster Verdünnung zu gewinnen[5]).

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 684; Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 449, 500.

2) Čelakovský, Flora, Ergänzungsbd. 1892, p. 194, 209, 226.

3) Reinke, Bot. Ztg. 1883, p. 95; Pringsheim, Sitzungsber. der Berliner Akad. 1887, p. 772.

4) Vgl. Stich, Flora 1891, p. 1, u. die dort cit. Lit.

5) Winogradsky, Bot. Ztg. 1887, p. 539; Beiträge z. Morphol. und Physiol. der Bacter. 1888, I, p. 50.

Mit dem plötzlichen Versetzen in eine Luft mit 3—4 Proc. Sauerstoffgehalt stellt sich in Keimpflanzen, wie die Verschiebung des Verhältnisses von Kohlensäure und Sauerstoff anzeigt, zunächst neben der Sauerstoffathmung intramoleculare Athmung ein. Da aber die Pflanze, ähnlich wie in einem partiellen Hungerzustand, durch die Accommodation an die obwaltenden Verhältnisse ihre Gesammtthätigkeit herabmindert, so vermag dieselbe Sauerstoffzufuhr nach 24 Stunden der nunmehr angestrebten schwächeren Athmungsthätigkeit Genüge zu leisten[1].

Andererseits lässt sich stets durch eine genügende Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffs ein allmähliches Ausklingen des Lebens und natürlich auch der Athmungsthätigkeit herbeiführen. In vielen und insbesondere in den höheren Pflanzen wird freilich Wachsen und Athmen zunächst kaum in einer Luft alterirt, in welcher die Sauerstoffmolecüle 20—30 mal dichter gelagert sind als in unserer Atmosphäre (bei Normaldruck). Nach 1 oder einigen Stunden macht sich indess eine zunehmende Verlangsamung beider Thätigkeiten bemerklich, bis endlich nach Stunden oder nach Tagen der Tod erfolgt[2]). In einem solchen Medium bringen es Samen, Sporen u. s. w. überhaupt zu keiner Entwickelung, während in reinem Sauerstoff (oder in Luft, die auf $^1/_5$ comprimirt ist), vielleicht auch bei noch etwas höherer Partiärpressung viele höhere und niedere Pflanzen normal gedeihen können[3]). Sicherlich giebt es aber alle Abstufungen bis zu solchen Organismen, die schon in gewöhnlicher Luft zu Grunde gehen. So sind die Schwefelbacterien[4]) ein Beispiel für streng aerobe Lebewesen, die ihre Lebensbedingungen nur bei sehr geringer Partiärpressung des Sauerstoffs finden. Dieses gilt auch für die obligaten Anaeroben, von denen u. a. Bacill. polypiformis, oedematis maligni, Spirillum desulfuricans schon bei äusserst geringer Sauerstoffpressung absterben, während z. B. Clostridium foetidum, Granulobacter butylicum bei sehr geringer Zufuhr von Sauerstoff wachsen[5]). Der zuletzt genannte Organismus gedeiht sogar nach Beyerinck[6]) am besten mit etwas Sauerstoff, sofern ihm als Nahrung Stärkekleister mit Pepton zur Verfügung steht. Auch ist es Kitt[7]) gelungen, den ausserdem obligat anaeroben Rauschbrandbacillus bei Luftzutritt in Bouillon zu züchten. Ferner gedeihen verschiedene obligate Anaeroben bei Sauerstoffzufuhr, wenn sie sich in Gesellschaft von gewissen Aeroben befinden. Da aber unter solchen Umständen die Anaeroben beim Durchleiten eines Luftstromes wohl sicherlich in Berührung mit Sauerstoff kommen, so

---

1) Stich, l. c., p. 13; Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 522.

2) Johannsen, Unters. a. d. bot. Instit. z. Tübingen 1885, Bd. I, p. 716; Jentys, ebenda 1888, Bd. I, p. 457. Weitere Lit. ist dort citirt. Für Bacter. vgl. Wossnesenski. Compt. rend. 1884, Bd. 98, p. 314.

3) Vgl. Johannsen u. Jentys, l. c. Ferner Jaccard, Rev. général. d. Botan. 1893, V, p. 383, u. die an diesen Stellen cit. Lit. Für Bacterien Fränkel, Centralbl. f. Bacteriol. 1889, Bd. V, p. 210.

4) Winogradsky, l. c.

5) Vgl. Liborius, Zeitschr. f. Hygiene 1886, Bd. I, p. 168, 170; Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 109.

6) Beyerinck, Ueber die Butylalkoholgährung 1893, p. 45.

7) Kitt, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, Bd. 17, p. 168. — Ueber Hemmung u. Förderung der Anaerobiose durch Zugabe von gewissen Stoffen vgl. auch Kitasato und Weyl, Zeitschr. f. Hygiene 1890, Bd. 8, p. 41; Bd. 9, p. 17.

dürften dieselben, wie das auch Kedrowski[1]) annimmt, zu dem aerobiotischen Leben durch eine besondere Beeinflussung von Seiten der Aeroben befähigt werden.

Augenscheinlich sind also in Bezug auf das Verhalten gegen den freien Sauerstoff sehr weitgehende Verschiebungen möglich und zulässig. Dieses gilt nicht nur für das Maximum, sondern auch für das benöthigte Minimum von Sauerstoff. Diesen kann ein facultativer Anaerobe natürlich dann nicht entbehren, wenn ihm die Nahrung ein Leben ohne Sauerstoff nicht gestattet. Zudem ist eine scharfe Bestimmung der oberen und unteren Grenzwerthe der Sauerstoffpressung schwierig, weil eine für gewisse und selbst während längerer Zeit unschädliche Dichte des freien Sauerstoffs bei fortdauernder Wirkung den Tod herbeiführt. Es ist dieses nicht nur bei den Aeroben, sondern auch bei den Anaeroben der Fall, die schon durch die längere Fortdauer der Bewegung anzeigen, dass die lebendige Thätigkeit bei einer mässigen supermaximalen Zufuhr von Sauerstoff nur sehr allmählich ausklingt. Wie zu erwarten, bietet aber die specifische Befähigung sehr weitgehende Verschiedenheiten. Denn während die aeroben Schwefelbacterien nur sehr geringe Schwankungen der Sauerstoffspannung zulassen, vermögen (nach eigenen Erfahrungen) manche facultative Anaeroben bei ebenso ansehnlicher Dichte des Sauerstoffs zu leben, wie höhere Pflanzen.

Der freie Sauerstoff aber wird, sofern er geboten ist, von allen lebensthätigen Pflanzen in den Stoffwechsel gerissen und von den obligaten Anaeroben ebenso wie von Aeroben bis auf die letzte Spur aufgezehrt. Das geschieht auch bei Phanerogamen u. s. w. mit und ohne Wachsen, das sich ebenso wohl durch eine genügende Absperrung, als durch eine genügend gesteigerte Dichte des Sauerstoffs sistiren lässt. Dieses Ziel kann, wie es bereits Thatsachen lehren, auch für die sog. obligaten Anaeroben erreicht werden, und es unterliegt keinem Zweifel, dass selbst bei den sauerstofffeindlichsten Anaeroben irgend eine minimalste Sauerstoffzufuhr mit dem Wachsen verträglich ist. Es ist also jedenfalls nicht geboten, wie es Beyerinck[2]) will, streng zwischen solchen Anaeroben zu unterscheiden, die während des Wachsens oder die nur ohne Wachsthum Sauerstoff beschlagnahmen.

Jeder Organismus vermag nur eine specifisch verschiedene Dichte des molecularen Sauerstoffs zu vertragen. Jedoch lehren die facultativen Anaeroben, dass mit der Befähigung zur Anaerobiose nicht nothwendig eine besonders hohe Empfindlichkeit verknüpft ist, durch welche speciell die sog. obligaten Anaeroben ausgezeichnet sind. Allgemein handelt es sich aber um eine schädigende Wirkung, die speciell nur dem freien Sauerstoff zukommt. Denn in Verbindung mit anderen Elementen ist der Sauerstoff im Aufbau des Organismus betheiligt und wird auch bei den empfindlichsten Anaeroben in Menge mit der Nahrung aufgenommen und im Stoffwechsel umgelagert, und zwar, wie sich aus der Entwickelung von Kohlensäure ergiebt, z. Th. unter Formirung hoch oxydirter Verbindungen. Die schädliche Einwirkung des zu concentrirten molecularen Sauerstoffs wird aber weder durch eine übermässige Steigerung der Verbrennung, noch durch eine Sistirung der Oxydation erzielt[3]). Denn thatsachlich werden

1) Kedrowski, Zeitschr. f. Hygiene 1895, Bd. 20, Heft 3. Ueber Clostrid. Pasteurian. vgl. § 69.

2) Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1895, II. Abth., Bd. I, p 109. Anm.

3) Dass beide Annahmen, insbesondere in Hinsicht auf animalische Wesen, aus-

Wachsthum und andere vitale Functionen[1]), ebenso die Athmung zunächst nur wenig alterirt. Wenn letztere in gewissen Pflanzen mit der Sauerstofftension etwas zunimmt[2]), so lehrt doch schon der Erfolg einer Temperaturerhöhung. dass eine ungleich höhere Steigerung der physiologischen Verbrennung keine Benachtheiligung zur Folge hat. Uebrigens wird nicht selten durch eine mehr als nöthige Zuführung eines Nährstoffes ein vermehrter Verbrauch und ebenso unter Umständen durch eine kleine Giftmenge eine gesteigerte Thätigkeit veranlasst (§ 104). Bei Ueberschreitung eines gewissen Grenzwerthes der Temperatur, des Nährstoffes, des Giftes wird aber jede Pflanze endlich benachtheiligt und zum Absterben gebracht. In analoger Weise ist die Wirkung einer zu weitgehenden Partiärpressung des Sauerstoffs aufzufassen, der naturgemäss, wie es schon Bert erkannte, in erster Linie nach Maassgabe seiner Dichte (Concentration) wirkt, so dass der reine Sauerstoff bei Normaldruck wesentlich denselben Einfluss wie die durch 5 Atmosphären comprimirte Luft ausübt. Die durch Compression der Luft erzielten Drucksteigerungen haben, so lange indifferente Gase beigemengt sind, nur einen geringen Einfluss[3]), der aus naheliegenden Gründen in höherem Grade bei Gewebemassen als bei einzelnen Zellen oder Zellenfäden hervorzutreten scheint.

Die obigen Schlussfolgerungen gelten, wie schon die derzeitigen Erfahrungen erkennen lassen, ebenso für die obligaten Anaeroben. Schon der Verfolg der Bewegungen von Buttersäurebacterien u. s. w. lässt leicht erkennen, dass die Benachtheiligung je nach der Partiärpressung des Sauerstoffs schneller oder langsamer bemerklich wird und fortschreitet. Diese Benachtheiligung führt dann endlich nach Stunden oder nach Tagen den Tod herbei[4]).

Da in den Anaeroben die Stoffwechselthätigkeit durch die erhöhte Partiärpressung des Sauerstoffs nicht wesentlich modificirt wird, so muss der Sauerstoff bei erhöhter Concentration in irgend einer Weise giftig wirken. Ausserdem könnte aber bei den obligaten Anaeroben die Veränderung der Stoffwechselthätigkeit, die mit dem Eingriff des freien Sauerstoffs verknüpft ist, zur Schädigung und Tödtung führen. Dieser Erfolg muss ja bei Anaeroben und Aeroben

---

gesprochen wurden, ist in der bei Jentys (Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1888. Bd. 2, p. 458) cit. Lit. zu ersehen. — Abgesehen davon, dass die Reactionsfähigkeit des Organismus entscheidend ist, kann auf die Nichtoxydation des Phosphors in comprimirter Luft nicht reflectirt werden. Denn in den meisten Fällen wird die Verbrennung in reinem Sauerstoff gesteigert. Vgl. Jentys, l. c., van't Hoff, Chem. Centralbl. 1895. I, p. 676.

1) Z. B. das Leuchten von Bacterien, sowie die Wärmebildung. Vgl. über letztere de Vrolik u. de Vriese, Annal. d. scienc. naturell. 1839, II. sér., Bd. 11, p. 77. Ferner Wärmebildung und Lichtentwickelung in Bd. II.

2) Johannsen, l. c., p. 714. Die weitere Lit. ist hier cit. Jentys, l. c., p. 457. In reinem Sauerstoff ändert sich auch nicht das Verhältniss CO_2 : O nach Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 522; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. natur. 1884, VI. sér., Bd. 18, p. 364; 1886, VII. sér., Bd. 2, p. 370.

3) Vgl. Jentys, l. c., p. 455, 468; Jaccard, Revue général. d. Botan. 1893, Bd. 5, p. 383.

4) Lüderitz, Zeitschr. f. Hygiene 1889, Bd. 5, p. 157. Vgl. ferner Pasteur, Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 340, u. Étude s. l. bière 1876, p. 293; Grossmann u. Mayershausen, Archiv f. Physiol. 1877, Bd. 15, p. 245; Beyerinck, Butylferment 1893, p. 6; Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. 1, p. 112.

stets mitwirken, wenn die obwaltenden Bedingungen zur dauernden Erhaltung der Thätigkeit und des Betriebes ungeeignet sind (§ 3).

Nachdem P. Bert[1]) im allgemeinen den Einfluss hoher Sauerstoffpressung studirt hatte, wurde diese in Bezug auf die Athmung von Johannsen (l. c.), in Bezug auf das Wachsthum von Jentys (l. c.) kritisch untersucht. In diesen Studien ist auch die ältere Literatur zu finden, sowie der Apparat beschrieben und abgebildet, der bei diesen in meinem Institut ausgeführten Untersuchungen in Anwendung kam. Die einschlägige Literatur über die aeroben und anaeroben Mikroorganismen ist in diesem § und in § 98 angegeben. Aus § 98, sowie aus den Arbeiten von Wieler (Unters. a. d. botan. Inst. z. Tübingen 1883, Bd. I, p. 189) und Stich (Flora 1891, p. 1) ergeben sich ferner die Methoden für die Versuche in verdünnter Luft. Sofern die ausgesäten Keime der Bacterien bei Luftzutritt in der Nährgelatine nur in einer gewissen Tiefe zur Entwickelung kommen, wird damit in instructiver Weise gekennzeichnet, dass der fragliche Organismus nur wenig Sauerstoff verträgt.

Nach dem Mitgetheilten versteht sich von selbst, dass es für jeden aeroben Organismus eine optimale Partiärpressung des Sauerstoffs giebt. Wir wollen indess nicht näher auf diese Curve eingehen (vgl. Johannsen, l. c.), deren Verlauf nicht gerade mit der Wachsthumscurve (Bd. II) zusammenfallen muss. Erinnert mag auch nur daran werden, dass in Folge des nur allmählichen Uebergangs in eine neue Gleichgewichtslage, in Folge der nur allmählichen Accommodation, bei dem Wechsel der Partiärpressung des Sauerstoffs nothwendig Uebergangsreactionen, d. h. Nachwirkungen zur Geltung kommen. Einer solchen, die mit Sauerstoffmangel eintritt, wurde schon gedacht. Ferner wurde von Johannsen (l. c.) nach dem Verweilen in hoher Partiärpressung eine transitorische Steigerung der Athmung in gewöhnlicher Luft gefunden. Die besonderen Wirkungen eines plötzlichen Ueberganges (§ 3) sind noch nicht näher studirt und es ist noch fraglich, ob und inwieweit ein Anaerob mehr durch die plötzliche, als durch die langsame Zufuhr von Sauerstoff geschädigt wird.

§ 101. Die Ursachen und die Mechanik der physiologischen Verbrennung. Fortsetzung.

Eine volle Einsicht in den Vorgang der physiologischen Verbrennung ist noch nicht gewonnen. Auch aus der in § 102 zu besprechenden genetischen Verkettung der anaeroben und aeroben Athmung ist zunächst nur die auch anderweitig sicher gestellte Thatsache zu entnehmen, dass erst durch die Stoffwechselthätigkeit im Protoplasten die Oxydation der bradoxydablen Stoffe ermöglicht und der Eingriff des neutralen Sauerstoffes regulirt wird. Dieser wird dabei durch die entwickelten Affinitäten in den Stoffwechsel gerissen, ohne dass eine Activirung zu Hilfe genommen wird. Denn aus den am Schlusse dieses Paragraphen mitgetheilten Versuchen geht mit aller Sicherheit hervor, dass im

1) P. Bert, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 531; Annal. d. chim. et d. physique 1876, V. sér., Bd. 7, p. 146; La pression barométrique 1878, p. 856.

Inneren des voll lebensthätigen Protoplasten auf die nicht in den Stoffwechsel gerissenen Körper (natürlich vorkommende Farbstoffe und Chromogene, Methylenblau, Cyanin) keine Oxydationswirkungen ausgeübt werden, auch nicht eine solche, wie sie das Wasserstoffsuperoxyd, dieser schwächst activirte Sauerstoff, hervorruft. Demgemäss besteht also im Protoplasma keine allgemeine, gegen alle Körper gerichtete Oxydationswirkung. Dementsprechend vermögen z. B. gewisse Nitrobacterien das Ammoniak nur bis zu Nitrit zu oxydiren, während die weitere Verbrennung zu Salpetersäure eine andere Art versteht, welche das Ammoniak nicht oxydirt (§ 63). Auch werden vielfach im Athmungsprocess, trotz eines grossen Ueberschusses von Sauerstoff, organische Säuren, also noch weiter oxydable Körper erzeugt (§ 85, 86).

Für die Beurtheilung und die fernere Aufhellung der physiologischen Verbrennung dürften insbesondere auch diejenigen Fälle von hoher Bedeutung sein und werden, in welchen die Betriebsenergie ganz oder theilweise durch Verathmung von Nitrit, Schwefelwasserstoff u. s. w. gewonnen wird oder gewonnen werden kann (§ 96). Denn sofern dieses ohne Zertrümmerung von Kohlenstoffverbindungen erreichbar ist, sind in jedem Falle vortreffliche Angriffspunkte für ein tieferes Eindringen in die Mechanik der Oxydation geboten. Indess ist nicht zu vergessen, dass, wie es schon die facultativen Anaeroben lehren, die Betriebsenergie nicht in allen Fällen genau auf dieselbe Weise gewonnen werden muss.

Einstweilen muss es unentschieden bleiben, ob etwa durch den Stoffwechsel ein für sich autoxydabler Körper geschaffen wird, der, wie der selbstentzündliche Phosphorwasserstoff, nach Maassgabe seiner Entstehung den neutralen Sauerstoff beschlagnahmt, oder ob in dem Protoplasma die Oxydation bradoxydabler Verbindungen bewerkstelligt wird. In diesem Falle würde es sich u. a. weiter darum handeln, ob dieses durch fermentartige Körper, durch die vom lebendigen Protoplasten ausgehenden Schwingungszustände, durch dauernde Zerspaltung und Regeneration von bestimmten Verbindungen, durch besondere Wechselwirkungen u. s. w. erreicht wird. Dabei könnten auch Bindungen und Uebertragungen von Sauerstoff mitspielen. Indess muss die Aufnahme dieses und die Abspaltung der Kohlensäure eng verkettet sein, da vielfach die Production von Kohlensäure sogleich mit der Entziehung des Sauerstoffs sehr weit zurückgeht[1]. Aus dem Verhalten in der intramolecularen Athmung ergiebt sich weiter, dass nicht etwa Sauerstoffaffinitäten entwickelt werden, die auf alle reducirbaren Körper wirken, da u. a. bei Sauerstoffmangel das den Protoplasten durchdringende leicht reducirbare Methylenblau intact bleibt[2].

Bei solcher Sachlage lässt sich nicht sagen, ob in dem eigentlichen Betriebsstoffwechsel aller, auch der ausgewachsenen Pflanzen, die continuirliche Zertrümmerung (und Regeneration) von Eiweissstoffen unerlässlich ist. Denn wenn auch mancherlei hierfür spricht, so erlaubt doch der nachweisliche Umsatz von Proteinstoffen in concreten Fällen keine Generalisirung (§ 80, 81). Zudem muss die Verathmung von Schwefelwasserstoff, Nitrit u. s. w. Bedenken erwecken.

1) Die Sachlage findet sich, unter Berücksichtigung der Literatur, behandelt bei Pfeffer, Unters. a. dem bot. Institut z. Tübingen 1885, Bd. I, p. 677, 672; Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 490.

2) Pfeffer 1889, l. c., p. 513. Vgl. auch § 102.

Der Umsatz von Eiweisskörpern im eigentlichen Betriebsstoffwechsel einer Pflanze wäre aber ausgeschlossen, wenn zur Durchführung dieses die Verarbeitung von Stoffen ausreicht, die mit Proteinstoffen keine Verbindung eingehen, ebenso wenn trotz des Mangels der Regenerationsfähigkeit keine continuirliche Bildung von stickstoffhaltigen Zerspaltungsproducten stattfindet. Zu beachten ist ferner, dass Saccharomyces und gewisse Bacterien kein anaerobes Wachsen auszuführen vermögen, wenn ihnen nur Proteinstoffe oder Pepton zur Verfügung stehen (§ 99).

Als unbedingt nothwendig kann die continuirliche Zertrümmerung von Eiweissstoffen nicht gefordert werden. Denn auch ohne eine solche könnte sehr wohl die Energie für die Thätigkeit und die Lebensbewegung im Protoplasma durch die geeignete aerobe oder anaerobe Zertrümmerung anderer Körper gewonnen werden, sofern sich diese Verbrennung oder Zerspaltung überall zwischen den Theilen des Protoplasmas abspielt. Selbst wenn dabei eine einfache Anlagerung an Proteinstoffen, wie sie vielleicht auch bei enzymatischen Vorgängen eintritt, mitwirkt, läge eine Zertrümmerung von Proteinstoffen nicht vor. Uebrigens ist wohl zu beachten, dass in allem Wechsel und Verändern das specifische Gefüge der aufbauenden Protoplasmaelemente sich erhalten muss, und also auch in und durch die Athmung nicht irreparabel gelockert und gelöst werden darf (§ 7). In allen diesen Erwägungen ist es jedenfalls ungerechtfertigt, sich mit der hypothetischen Forderung zu beruhigen, die Zertrümmerung der Proteinstoffe oder der Plasmaelemente sei für den Betriebsstoffwechsel unerlässlich (vgl. p. 466).

Der zum Betriebe unerlässliche Stoffwechsel muss sich jedenfalls im Inneren aller protoplasmatischen Organe abspielen, und thatsächlich ist z. B. für die isolirten lebendigen Cytoplasmatheile die Fortdauer der Athmung erwiesen. Daneben ist es aber wohl möglich, dass, wie in vielen Fällen, im Dienste und durch Vermittelung des Lebens, durch enzymatische oder anderweitige Secrete, durch katalytische Wirkungen an der Aussenfläche des Protoplasten u. s. w. extracellulare Oxydationen ausgeführt und in irgend einer Weise für den Betrieb oder für andere Zwecke nutzbar gemacht werden (für Gährungen vgl. § 103). Freilich ist solches für lebendige Zellen bis dahin nicht erwiesen. Vielmehr lässt sich für die so energisch arbeitenden Schimmelpilze durch empfindliche Reagentien (Indigocarmin, Methylenblau, Jodkalistärke mit etwas Eisen) eine extracellulare Oxydation nicht nachweisen[1]). Ob eine solche durch Essigbacterien oder andere Mikroorganismen ausgeübt wird, ist noch nicht kritisch geprüft.

Die lebende Zelle darf aber nicht nach den Reactionen beurtheilt werden, die mit dem Tode und in den ausgepressten Säften eintreten. Denn so gut wie die enzymatische Zerlegung der Glucoside kommen mit solcher Mischung auch z. B. erst die Oxydationen zu Stande, durch welche u. a. die Säfte von Monotropa, Faba u. s. w. sich dunkel färben[2]). Diese postmortalen Oxydationen scheinen allgemein durch bestimmte Stoffe vermittelt zu werden, die man vorläufig als Oxydasen zusammenfassen kann[3]). Nach anderweitigen Erfahrungen

1) Pfeffer, Oxydationsvorgänge 1889, p. 471.

2) Pfeffer, l. c., p. 430, 447.

3) Vgl. Lafar, Technische Mykologie 1897, Bd. I, p. 357. — Bertrand (Compt. rend. 1895, Bd. 120, p. 266; 1896, Bd. 122, p. 1215 nennt das oxydirende Ferment im Lackbaum »Lakkase«. (Lakkase soll nach Bertrand, l. c., 1897, Bd. 124, p. 1032, nur

kann es nicht überraschen, dass bestimmte Körper vielleicht nur producirt werden, um erst nach dem Tode zu wirken. Die Activirung des Sauerstoffs, die, wie schon Schönbein[1]) fand, erst in den ausgepressten Säften sich einstellt, ist mit Unrecht vielfach zu Rückschlüssen auf die lebendige Zelle benutzt worden, in der nachweislich activirter Sauerstoff fehlt. Es ist also kein Grund, diesen Discussionen zu folgen, die von einer falschen Voraussetzung ausgehen, und es ist auch nicht geboten, hier zu erörtern, dass und wie die Autoxydation vielfach die Activirung von Sauerstoff veranlasst[2]).

Es kann nicht überraschen, wenn nach dem Tode eine gewisse, unter Umständen sogar eine erhebliche Oxydation, sei es mit oder ohne Kohlensäurebildung fortschreitet. Doch hört factisch bei vielen Pflanzen mit der Tödtung die Ausgabe von Kohlensäure bei gewöhnlicher Temperatur sogleich auf. Ein solches Resultat wurde ausser von den von mir (Oxydationsvorg. 1889, p. 501) angeführten Autoren, fernerhin noch erhalten von: Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1890, p. 664; Clausen, ebenda, 1891, p. 22 d. Separat. In meiner Abhandlung ist auch zu ersehen, dass die gegentheiligen Resultate Brenstein's offenbar durch einen methodischen Fehler herbeigeführt sind. Ueber Kohlensäureausgabe bei 70—100 C vgl. Schlösing, Compt. rend. 1888, Bd. 106, p. 1293; 1889, Bd. 108, p. 527; Berthelot et André 1894, Bd. 118, p. 45, 104.

Das dauernde Fehlen des activirten Sauerstoffs, auch des schwächst activirten Sauerstoffs ergiebt sich daraus, dass in der lebendigen Zelle Reactionen nicht eintreten, welche sogleich durch Wasserstoffsuperoxyd hervorgerufen werden, das in genügender Verdünnung (0,001 — 2 Proc.) zunächst den Protoplast nicht schädigt. Durch die oxydirende Wirkung dieses Reagens wird z. B. der Zellsaft der Wurzeln von Vicia faba stark gebräunt und der Farbstoff in den Staubfadenhaaren von Tradescantia zerstört. Da die so eingeleiteten Reactionen sich in der lebenden Zelle constant erhalten, so müsste die geringste Oxydationswirkung mit der Zeit im Zellsaft bemerklich werden. Aber auch in dem Protoplasma giebt es zu keiner Zeit activirten Sauerstoff, da das durchdringende und färbende Cyanin keine Oxydation erfährt, die bei Zufuhr von ein wenig Wasserstoffsuperoxyd sofort eintritt[3]).

Die Mitwirkung von Sauerstoffüberträgern bedingt natürlich nicht eine Activierung des Sauerstoffs, die augenscheinlich auch nicht in gewissen Farbstoffbacterien eintritt, welche nach den Untersuchungen Ewart's[4]) mit dem molecularen Sauerstoff in ähnlicher Weise wie das Hämoglobin eine lockere Bindung eingehen. In solcher Weise wird freilich der Regel nach in Pflanzen kein Sauerstoff in einer allmählich dissociirenden Verbindung aufgespeichert. Denn wäre das der Fall, so würde bei schneller Verdrängung der Luft nicht

im Vereine mit Mn wirken.) Bourquelot (Compt. rend. 1896, Bd. 123, p. 260. 315, 463) berichtet über oxydirende Fermente in Pilzen. — Vgl. auch Grüss, Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25 p. 388 (Kartoffel). Siehe auch § 91.

1) Die Lit. ist z. Th. cit. bei Pfeffer 1889, l. c., p. 466.

2) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 444, 498. Ferner Nasse, Pflüger's Archiv für Physiologie 1887, Bd. 41, p. 380.

3) Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889. — Ueber die Giftwirkung von H_2O_2 vgl. ferner Kny, Bericht d. bot. Ges. 1889, p. 165; Flügge, Mikroorganismen; 1876, III. Aufl., Bd. I, p. 461. — Viel giftiger wirkt Ozon. Vgl. Pfeffer, l. c., p. 427, Flügge, l. c., p. 461.

4) Mitgetheilt von Pfeffer im Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1896, p. 379.

in kürzester Zeit die Plasmaströmung zum Stillstand kommen, die noch bei sehr geringer Partiärpressung, also bei sehr spärlicher Zufuhr von Sauerstoff anhält[1]). Dass umgekehrt aber nicht aus einer gewissen Fortdauer der Strömung auf eine derartige Sauerstoffspeicherung geschlossen werden darf, ergiebt sich aus § 100.

§ 102. Die Beziehungen zwischen aerober und anaerober Athmung.

Wie sich aus § 99 ergiebt, wird mit der Entziehung des Sauerstoffs die Stoffwechselthätigkeit sogleich in andere Bahnen gelenkt und damit Veranlassung zu der Entstehung von Producten gegeben, die zuvor nicht auftraten. Die sich gegenseitig ablösende Sauerstoffathmung und intramoleculare Athmung sind also jedenfalls genetisch verkettet, und es kann nur fraglich sein, ob die Nichtbefriedigung des Sauerstoffbedürfnisses eine bis dahin völlig schlummernde Fähigkeit erweckt oder ob, wie es kaum zu bezweifeln ist, die gleichen primären Ursachen fortwirken, aber unter den veränderten Verhältnissen zu anderen Reactionen und voraussichtlich öfters zu verwickelten Reactionsketten führen[2]). Vermuthlich kommen diese nur theilweise direct, d. h. dadurch zu Stande, dass bei Mangel des freien Sauerstoffs dieses Element durch die fortdauernd entwickelten Affinitäten nunmehr Verbindungen entrissen wird. Denn offenbar wirkt auch in diesem Falle, wie allgemein, die Nichtbefriedigung eines Bedürfnisses, also auch ein einseitiger Hungerzustand, als ein Reiz, der in der regulatorischen Verkettung des Getriebes die Modification der chemischen oder der formativen Thätigkeit hervorruft und vielleicht neue Processe veranlasst (§ 93). Demgemäss ist es möglich, dass z. B. die Alkoholbildung in der intramolecularen Athmung der typischen Aeroben einer Reactionskette entspringt, die bei voller Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses gar nicht eingeleitet und angestrebt wird. Hierfür sprechen sogar verschiedene Thatsachen und Erwägungen. Jedenfalls kann bei Sauerstoffzufuhr zu der intramolecularen Kohlensäureabspaltung nicht schlechthin die Verbrennung des Alkohols in den Fällen hinzukommen, in welchen mit und ohne Sauerstoff ein gleiches Quantum von Kohlensäure producirt wird.

In Anpassung an verschiedene Lebensweisen und Aufgaben ist die der Anlage nach nirgends fehlende anaerobe Stoffwechselthätigkeit in sehr verschiedener Weise ausgebildet und nutzbar gemacht. Demgemäss vermögen nur bestimmte Lebewesen ohne Sauerstoff zu leben (§ 97), und die entsprechende Modification und vielleicht weitgehende Erweiterung des Stoffumsatzes führt durch alle Abstufungen zu der aeroben, bezw. anaeroben Gährthätigkeit. Durch specifische Ausbildung, Anpassung und Individualisirung gelangen ferner einzelne Anlagen und Fähigkeiten zu grösserer Selbständigkeit und Unabhängigkeit. Es ist desshalb wohl verständlich, dass in gewissen Organismen die intramoleculare Athmungs- und Gährthätigkeit durch den Eingriff des freien Sauerstoffs nicht

---

1) Clark, Bericht d. Bot. Ges. 1888, p. 273.
2) Näheres Pfeffer, Unters. a. dem bot. Institut z. Tübingen 1885, Bd. I, p. 662; Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 497, 510.

mehr unterdrückt wird. Dieses ist z. B. der Fall in Saccharomyces cerevisiae u. s. w. (§ 103), während Mucor racemosus (§ 98) und Saccharomyces mycoderma (Kahmpilz)[1]) eine mässige Sauerstoffmenge zur Entfaltung der Gährthätigkeit (Alkoholgährung) bedürfen, die aber bei reichlicher Zufuhr des molecularen Sauerstoffs unterdrückt wird.

Analoge Verhältnisse und Unterschiede wird das fernere Studium von Bacterien noch reichlich kennen lehren. Bekannt ist u. a., dass die Gährthätigkeit von Bacillus Fitzianus[2]) (dieser bildet aus Glycerin Aethylalkohol) und, bei Gegenwart von Zucker, auch die von Bacillus prodigiosus[3]) durch Sauerstoffzufuhr nicht unterbrochen wird. Das ist aber der Fall bei Granulobacter polymyxa[4]) (Butylalkohol bildend), sowie bei Bacillus phosphorescens und Pflügeri[5]), die beide eine gewisse begrenzte Sauerstoffzufuhr bedürfen. Ferner wird in Fäulnissvorgängen vielfach durch reichliche Sauerstoffzufuhr die Production von H, sowie von H_2S oder anderen übelriechenden Stoffen unterdrückt. Doch wird in diesen und in vielen Fällen näher zu entscheiden sein, inwieweit der Erfolg durch die Unterdrückung der eigentlichen intramolecularen Thätigkeit oder durch directe oder indirecte Oxydation secundärer Producte dieser Thätigkeit herbeigeführt wird.

In irgend einer Weise muss freilich stets die Zufuhr von freiem Sauerstoff influiren, da dieser, sofern er geboten ist, immer in mehr oder minder hohem Grade in den Stoffwechsel gerissen wird[6]). Hierdurch wird z. B. in der Hefe bei gleicher Alkoholproduction der Zuckerconsum gesteigert (§ 103). Dagegen muss der benachtheiligende Einfluss des freien Sauerstoffs in den obligaten Anaeroben allmählich eine Herabsetzung des Stoffumsatzes zur Folge haben (§ 98, 100). In diesen und anderen Organismen hat wiederum die Nahrung einen erheblichen Einfluss auf den Erfolg. Dahin gehört die gegenseitige Deckung, die es u. a. bewirkt, dass erst bei Mangel von Zucker der Alkohol durch Saccharomyces, bei Mangel von Alkohol die Essigsäure durch Bacterium aceti in ausgiebiger Weise der physiologischen Verbrennung anheimfällt. Ebenso folgt ohne weiteres aus dem Gesagten, dass von gewissen Organismen die maximale Gährthätigkeit bei einem beschränkten Sauerstoffzutritt erreicht wird. Bei Gleichzeitigkeit von aerober und anaerober Athmung wird ferner auf beiden Wegen Betriebsenergie gewonnen, und wahrscheinlich werden manche Pflanzen unter diesen Umständen die optimalen Bedingungen für Wachsen und Gedeihen finden.

Wie schon gesagt, wird nach Entziehung des freien Sauerstoffs nicht etwa

1) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 74.

2) Fitz, Bericht d. chem. Ges. 1876 u. ff.; Buchner, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1885, Bd. 9, p. 393.

3) Liborius, Zeitschrift für Hygiene 1886, Bd. I, p. 172. Ebenda einige andere Beispiele.

4) Beyerinck, Ueber d. Butylalkoholgährung 1893, p. 9.

5) Beyerinck, Aliment photogène 1891, p. 13. (Sep. a. Archiv. Néerland. Bd. 24. — Ueber die Hemmung d. Stickstoffentwickelung vgl. p. 559.

6) Vgl. § 100. — Ob, wie Nägeli (Theorie d. Gährung 1879, p. 116) annimmt, die Gährungsorganismen allgemein in geringerem Grade zu totaler Verbrennung befähigt sind, muss dahin gestellt bleiben.

die aerobe Athmung fortgesetzt, indem der nöthige Sauerstoff anderen Verbindungen entrissen wird. Vielmehr werden nunmehr, und ebenso im normalen anaeroben Stoffwechsel, Zerspaltungen und Umlagerungen eines oder einiger Körper ausgeführt, die im allgemeinen unter Freiwerden von Energie (Wärmebildung)[1]) zur gleichzeitigen Entstehung von reducirten und oxydirten Producten führen. Zu den letzteren zählt die der Regel nach abgespaltene Kohlensäure, zu den reducirten Körpern aber neben H, H_2S z. B. auch der Alkohol, dessen Verbrennungswärme für die gleiche Anzahl von Kohlenstoffatomen (und für die gleiche Gewichtsmenge) erheblich grösser ist als die des Zuckers. Bei der Verarbeitung von Kohlenstoffverbindungen werden naturgemäss Kohlenstoffaffinitäten gesättigt, sowie C-H und C-C Bindungen zerrissen, also insofern analoge Zerreissungen und Bindungen ausgeführt, wie in der physiologischen Verbrennung, in der unter Zerreissung der O-O Bindung der Eingriff des freien Sauerstoffs hinzutritt. Wie in diesem Falle ist die Production von Kohlensäure auch in der anaeroben Thätigkeit keine unbedingte Nothwendigkeit (§ 98). Denn unmöglich ist es nicht, dass es irgend ein Organismus versteht, durch den Umsatz von kohlenstofffreien Körpern die Betriebsenergie für das anaerobe Leben zu gewinnen (z. B. $S + KNO_3$). Da es sich hierbei um eine Energiefrage handelt, so ist es nicht erlaubt, die derzeitig bekannten physiologischen Thatsachen als Maassstab für das allein Mögliche zu nehmen. Denn die Erweiterung des Gesichtskreises hat oft Organismen mit ungeahnten specifischen Eigenheiten kennen gelehrt, die doch allein darüber entscheiden, ob ein Körper, also auch, ob ein den energetischen Anforderungen genügender Körper in zureichender Weise verarbeitet wird[2]). Natürlich ist das in vielen Fällen mit Hilfe der aeroben, aber nicht der anaeroben Athmung möglich, und es wurde schon (§ 98) hervorgehoben, dass gewöhnlich nur eine einzelne oder doch nur eine sehr begrenzte Zahl von Verbindungen zur Vergährung und überhaupt zum anaeroben Betrieb geeignet ist.

Die im eigentlichen anaeroben Betriebsstoffwechsel entstehenden Producte bewirken natürlich nach Maassgabe ihrer Eigenschaften weitere Umsetzungen, und so werden z. B. durch H, H_2S und andere Körper im status nascendi, sowie fernerhin vielfach Reductionen erzielt. Dieser und anderer Verwickelungen halber ist es schwierig und oft unmöglich, genau zu sagen, was in dem Enderfolge auf den eigentlichen Act des Betriebsumsatzes und was auf secundäre Wirkungen zu schieben ist (§ 77, 98). Möglich also, dass unter Umständen der Eingriff des freien Sauerstoffs sich wesentlich auf die Sistirung der secundären Reactionen beschränkt und hierdurch einen auffälligen Erfolg erzielt, obgleich die eigentliche anaerobe Athmung (und Gährung) ungehemmt fortschreitet.

Jedenfalls dürften die auffälligen allgemeinen Reductionswirkungen zumeist, wenn nicht immer, durch bestimmte anaerobe Stoffwechselproducte, also nicht direct durch die Affinitäten verursacht werden, welche im aeroben Leben den Eingriff des freien Sauerstoffs herbeiführen. Denn solche Reductionswirkungen

---

1) Vgl. Pfeffer, Energetik 1892, p. 189.

2) Dieserhalb müssen auch nicht alle Umlagerungen in Gährungsvorgängen nach dem von Hoppe-Seyler (Pflüger's Archiv f. Physiol. 1875. Bd. 12, p. 1; Physiolog. Chem. 1877, p. 116) entwickelten Schema vor sich gehen. Eine Ausmalung dieses bei Ad. Mayer, Gährungschem. 1895, IV. Aufl., p. 200. Vgl. auch Frankland, Centralbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 15, p. 103.

gehen den meisten, auch vielen gährungserregenden Organismen ab und werden nach Entziehung des Sauerstoffs nicht einmal auf die im Protoplasma imbibirten Reagentien ausgeübt (§ 101). Doch ist damit nicht ausgeschlossen, dass die normalen Sauerstoffaffinitäten ihre Befriedigung nicht nur durch H_2O_2 und locker gebundenen Sauerstoff (§ 101), sondern auch durch bestimmte andere Verbindungen finden oder finden können; ja es ist möglich, dass gerade diese Versorgung für einen Organismus die beste oder für gewisse Anaeroben die allein zulässige ist[1].

Ohne Frage bewirken bestimmte Stoffwechselproducte die Reduction von Indigolösung, Lackmus und anderen Stoffen, die nicht in den Protoplast eindringen und die, wie Versuche in gefärbter Gelatine lehren, auch noch in einer gewissen Entfernung von den Bacterienkolonien u. s. w. reducirt werden[2]. In der That vermag schon der häufig producirte H_2S einen solchen Erfolg zu erzielen, der aber in manchen Fällen ohne die Production von H_2S oder H, also durch irgend ein anderes secernirtes Stoffwechselproduct erreicht wird. Indess wirken keineswegs alle Mikroorganismen, auch nicht alle gährenden reducirend. Das gilt auch für Saccharomyces, der indess in seiner Gährthätigkeit unter gewissen Bedingungen etwas H_2S bildet und eine entsprechende Reductionswirkung ausübt[3].

Durch secernirte Producte mag theilweise auch die Reduction von Nitrat zu Nitrit bewerkstelligt werden, die indess nicht überall eintritt, wo Indigo reducirt wird[4]. Intracellular kommen aber durch H im status nascendi u. s. w. jedenfalls noch besondere und vielleicht z. Th. sehr energische Wirkungen zur Geltung, die vielleicht auch die Reduction von Sulfaten bis zu H_2S fertig bringen. Das muss aber nur unter bestimmten Bedingungen geschehen, da trotz der Production von H häufig keine Reduction von Sulfat, und anscheinend nicht immer von Nitrat eintritt[5].

Uebrigens werden im Stoffwechsel häufig dieselben Producte auf verschiedene Weise erzeugt (§ 67). So wird Nitrit auch durch Oxydation von Ammoniak gebildet (§ 63). Ferner entsteht H_2S nicht nur durch Spaltung von Eiweisskörpern, sondern auch durch Reduction von Sulfaten und bei Darbietung von Schwefelpulver vielleicht auch durch Bildung und Zerlegung von Sulfiden[6]. Da aber nichts näheres über den Reductionsvorgang der Sulfate

---

1) Ueber Begünstigung des Wachsens einiger anaeroben Bacterien durch reducirbare Stoffe vgl. Kitasato und Weyl, Zeitschr. für Hygiene 1890, Bd. 8, p. 41, und Bd. 9, p. 96.

2) Vgl. hierüber Flügge, Mikroorganism. 1896, Bd. I, p. 169; Hüppe, Methode d. Bacterienforschung 1891, V. Aufl., p. 257; Pfeffer, Oxydationsvorgänge 1889, p. 510, u. die an diesen Stellen cit. Lit. Ferner Smith, Centralbl. f. Bacteriol. 1896, Bd. 19, p. 187.

3) Rubner, Archiv f. Hygiene Bd. 19, p. 174; Beyerinck, Centralbl. für Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 5; Nastukoff, Compt. rend. 1895, Bd. 121, p. 535, u. Annal. d. l'Institut Pasteur 1895, Bd. 9, p. 766.

4) Die Lit. über reducirende Bacterien findet sich bei Burri u. Stutzer, Centralbl. f. Bact. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 259. Vgl. ferner Rubner, Koch's Jahresber d. Gährungsorganismen 1893, p. 93; Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, Bd. I, p. 58 (Methodik). Nach Laurent (Annal. d. l'Institut Pasteur 1890, Bd. 4, p. 742) reduciren auch einzelne Schimmelpilze, nach Beyerinck (Butylalkoholgährung 1893, p. 18) aber nicht die Hefe. In höheren Pflanzen findet nach Molisch (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1887, Bd. 95, I. Abth., p. 242) keine Reduction zu Nitrit statt.

5) Nascirender Wasserstoff reducirt Nitrate, aber nicht Sulfate. Fitz, Bericht d. chem. Ges. 1876, p. 1349; 1879, p. 480; Rubner, l. c. 1893, p. 94.

6) Vgl. Flügge, l. c., p. 170, u. die hier cit. Lit. Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, I. Abth., Bd. I, p. 1.

bekannt ist, so kann man nicht wissen, ob nicht etwa in diesem Falle der H_2S durch Abspaltung aus einer zuvor hergestellten Verbindung hervorgeht. Wenn gewisse Bacterien unter normalen Culturbedingungen immer H_2S erzeugen, so tritt dieser doch in anderen Organismen (so in Saccharomyces) nur unter bestimmten Cultur- und Ernährungsverhältnissen auf.

Als ein Reductionsvorgang ist auch die Entwickelung von N (dem sich zuweilen etwas N_2O beigesellt) anzusprechen, die durch gewisse Bacterien (Bacill. denitrificans u. s. w.) unter Verarbeitung von Nitrat bewerkstelligt wird[1]). Dabei wird ein grosser, ja zuweilen fast der gesammte N des Kaliumnitrates so energisch in Freiheit gesetzt, dass das entweichende Gas ein Schäumen der gährenden Flüssigkeit verursacht. Bei reichlichster Versorgung mit Sauerstoff scheint diese Entwickelung von N zu unterbleiben. Demgemäss ist es möglich, dass diese Organismen, die für sich oder im Vereine mit anderen Bacterien facultativ anaerob sind, bei Abschluss der Luft den Sauerstoff des Nitrats für ihren anaeroben Betrieb nutzbar machen. Möglich dass es auch Organismen giebt, die in gleichem Sinne Stickoxydul verarbeiten, das Phanerogamen u. s. w. nicht zu benutzen verstehen[2]). Die besprochene Entwickelung von N durch bestimmte Bacterien kommt ohne Gegenwart und Bildung von Ammoniak zu Stande. Indess mag in anderen Fällen N durch Zersetzung von Ammoniumnitrit entstehen[3]). Vielleicht erklärt sich so die geringe Stickstoffbildung, welche in den Nitrobacterien die Oxydation von Ammoniak zu Nitrit begleitet[4]). (Ueber den Kreislauf des N vgl. § 68.)

Die reducirenden, enzymatischen u. s. w. Wirkungen werden zwar durch die lebendige Thätigkeit vermittelt und ermöglicht, gehören aber nicht zu dem eigentlichen und unerlässlichen Betriebsstoffwechsel. Bei der Unmöglichkeit, diesen bestimmt abzugrenzen, lässt sich derzeit nicht sagen, ob nicht derartige indirecte Beziehungen auch für manche der auffälligen und massenhaften Umsetzungen und Productionen gelten, die wir als Gährungen bezeichnen. Denn deren Erlöschen mit Sistirung des Lebens schliesst nicht einmal die Möglichkeit aus, dass die Gährungsumsetzungen durch ein Enzym u. s. w. vollbracht werden, das mit dem Tode leicht zerfällt oder nur unter den in der lebenden Zelle bestehenden Bedingungen und Wechselwirkungen seine Wirksamkeit entfaltet (§ 91). In der That ist es z. B. erst nach vielen vergeblichen Versuchen Miquel[5]) gelungen, aus den Erregern der Harnstoffgährung ein Ferment (Urase) zu isoliren, das den Harnstoff in gleicher Weise wie das lebende Bacterium zerspaltet. Möglich also, dass auch einmal aus Saccharomyces ein Enzym dargestellt wird, das die Zerfällung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure bewirkt[6]). Selbst wenn diese oder eine andere Zertrümmerung sich im eigentlichen Betriebsstoff-

1) Giltay et Aberson, Archiv. Néerland. 1891, Bd. 25, p. 341; Burri u. Stutzer, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, Bd. I, p. 257; 1896, Bd. 2, p. 473.

2) Aeltere Angaben über die Unterhaltung der Athmung durch N_2O sind widerlegt durch Detmer, Landw. Jahrb. 1882, Bd. 11, p. 213; Möller, Bericht d. Bot. Ges. 1884, p. 35. Vgl. auch Correns, Flora 1892, p. 150.

3) Vgl. Loew, Biolog. Centralbl. 1890, Bd. 10, p. 589.

4) Godlewski, Centralblatt f. Bacteriol. 1896, II. Abth., Bd. II, p. 458. Vgl. § 63.

5) Vgl. die Lit. bei Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 211. Lit. auch bei Herfeldt, Centralbl. f. Bacter. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 114.

6) Das ist in der That der Fall. Denn nach einer inzwischen erfolgten Publication von E. Buchner (Bericht d. chem. Ges. 1897, p. 117, 1110) wird der Zucker durch den Presssaft der Hefe in Alkohol und Kohlensäure zerspalten. Vgl. § 91.

wechsel vollzieht, ist doch die Benutzung eines Enzymes im Dienste der Pflanze denkbar. Jedoch muss natürlich in jedem einzelnen Falle entschieden werden, ob die Gährung nur durch den nöthigenfalls vermehrten Betriebsstoffwechsel oder durch Einleitung anderer Processe erreicht wird. So wäre zu erwägen, ob nicht das letztere etwa in der Milchsäuregährung zutrifft, in welcher mit der Zerspaltung des Zuckers nur eine geringe Energiemenge disponibel wird. Falls aber in Saccharomyces bei aerobem Leben die ganze Betriebsenergie in der Sauerstoffathmung gewonnen werden sollte, würde vielleicht unter diesen Bedingungen die Alkoholgährung für den Betrieb entbehrlich sein. Katalytische Wirkungen aber, die nicht, wie Diastase u. s. w., nur hydrolytische Zerspaltungen einfachster Art vollführen, sind thatsächlich bekannt (vgl. § 91). Auch wird z. B. die Ameisensäure in gleicher Weise wie in einer bestimmten bacteriellen Gährung[1]) durch fein vertheiltes Iridium[2]) in CO_2 und H zerspalten.

Es ist also, wie schon § 101 besprochen wurde, nicht unmöglich, dass durch Enzyme, Uebertragung von molecularen Bewegungen u. s. w., weitgehende Umsetzungen ausserhalb des Protoplasten vollbracht werden. Indess ist ein solcher extracellularer Verlauf, den Nägeli annimmt, bisher für keine Oxydations- oder Spaltungsgährung sichergestellt oder sehr wahrscheinlich gemacht. Dagegen ist es für bestimmte Fälle nicht zweifelhaft, dass die Gährproducte in dem Betriebsstoffwechsel erzeugt werden. In diesem werden auch bei totaler Verbrennung gewaltige Stoffmengen durch Pilze verarbeitet, die unter geeigneten Bedingungen die Oxydation nur bis zur Formirung von organischen Säuren fortsetzen und dann als Erreger von Gährungen functioniren (§ 95, 86). Da ferner z. B. bei der intramolecularen Athmung der Aeroben Alkohol und Kohlensäure sicher im Protoplasten gebildet werden, so ist nicht unwahrscheinlich, dass sich bei Saccharomyces die Alkoholgährung ebenfalls intracellular abspielt. Fällt aber die Gährung mit dem Betriebsstoffwechsel zusammen, so ist nur mit der Aufhellung dieses ein Einblick in die näheren und ferneren Ursachen und Vorgänge der Gährung zu gewinnen. Jedenfalls ergiebt sich aber ohne weiteres aus unseren Betrachtungen über den Zusammenhang zwischen aerobem und anaerobem Stoffwechsel, dass die Spaltungsgährungen nicht dadurch erzielt werden, dass Zucker u. s. w. bei Abschluss der Luft durch directe Entziehung von Sauerstoff zum Zerfall gebracht wird. Zudem ist eine solche Auffassung für alle diejenigen Gährungen ausgeschlossen, welche durch die reichlichste Versorgung mit Sauerstoff nicht aufgehalten werden.

Derzeit fehlt eine genügende Einsicht in das Innengetriebe des Protoplasten, um eine bestimmte Theorie über die Mechanik der Athmungs- und also auch der Gährungsvorgänge sicher zu begründen. Die erwähnte Möglichkeit, dass eine intramoleculare Umlagerung, resp. ein Hineinreissen des freien Sauerstoffs durch die lebhaften und specifischen intramolecularen Schwingungen erreicht werde, in welche die zu verarbeitende Substanz von Seite des lebendigen Protoplasten versetzt wird, hat Nägeli[3]) zur Basis seiner Gährungstheorie gemacht, die ausserdem eine extracellulare Ausdehnung dieser Schwingungs- und Gährungsthätigkeit fordert. Zu Gunsten dieser

1) Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1887, Bd. 11, p. 566.
2) Vgl. Meyer u. Jacobson, Lehrb. d. organ. Chem. 1893, Bd. I, p. 319.
3) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 29.

Theorie führt Nägeli die extracellulare Reduction des nicht in den Protoplasten eindringenden Lackmus an, eine Reduction, die indess, wie wir hörten, z. B. von der lebhaft gährenden bacterienfreien Hefe gar nicht ausgeführt wird. Auch die übrigen Argumente Nägeli's sind, wie aus der Besprechung bei Chudiakow[1]) zu ersehen ist, nicht stichhaltig. Bei der geringen Grösse der Gährungsorganismen würde aber, wie Nägeli (l. c. p. 37) selbst hervorhebt, ein noch ansehnlicherer Austausch erreichbar sein, als für den intracellularen Verlauf einer energischen Gährung nothwendig ist.

Historisches. Nachdem von thierphysiologischer Seite, von Pflüger[2]), die nach Ausschluss des freien Sauerstoffs fortdauernden Zerspaltungen als die directe Ursache der Sauerstoffathmung angesprochen worden waren, wurde von mir[3]) die genetische Verknüpfung von intramolecularer und Sauerstoffathmung der Pflanzen dargelegt. Im Anschluss hieran kam ich dann fernerhin[4]) in näherer Präcisirung der maassgebenden Verhältnisse und Reactionen zu denjenigen Erfahrungen und Auffassungen, die den bezüglichen Darstellungen in diesem Buche zu Grunde liegen. Durch diese Studien wurde der mehrfach angezweifelte[5]) Zusammenhang zwischen aerober und anaerober Athmung sichergestellt und die Unrichtigkeit von Nägeli's Auffassung dargethan, nach welcher die intramoleculare Athmung nur ein bedeutungsloses physiologisches Phänomen sein sollte (§ 99). Ferner wurde direct erwiesen, dass der moleculare Sauerstoff ohne Activirung in den Stoffwechsel gerissen wird (§ 101) und dass bei Mangel von Sauerssoff in dem Protoplasten keine Reductionswirkungen zur Geltung kommen, durch die schlechthin allen leicht reducirbaren Körpern Sauerstoff entrissen wird (§ 102).

Hand in Hand mit diesen Studien vermochte ich den schon von Pasteur angenommenen Zusammenhang zwischen intramolecularer Athmung und anaeroben Gährungsvorgängen im näheren dahin zu präcisiren (1885, l. c.), dass es sich in letzteren um specifisch verschiedene Ausbildung, Anpassung und Erweiterung der in allen Pflanzen vorhandenen intramolecularen Athmungsfähigkeit handelt. Diese und die Individualisirung bestimmter Reactionsketten macht es verständlich, dass in gewissen Pflanzen die Gährthätigkeit (der anaerobe Stoffwechsel) durch den freien Sauerstoff nicht aufgehalten, ja unter Umständen sogar beschleunigt wird (§ 102). Das ist nicht mit Pasteur's[6]) Ansicht vereinbar, nach welcher das Fehlen des freien Sauerstoffs die directe Ursache ist, dass Sauerstoff aus Verbindungen entrissen und dadurch deren Vergährung bewirkt wird. Eine solche Theorie vermochte indess in einer Zeit, in welcher die absolute Unentbehrlichkeit der Sauerstoffathmung als unumstössliches Dogma galt, die von Pasteur (§ 98) nachgewiesene Anaerobiose verständlicher und annehmbarer zu machen. Augenscheinlich hat aber Pasteur[7]) fernerhin auf diese specielle Theorie kein Gewicht gelegt, vielmehr ganz allgemein den Gährungsumsatz als die Quelle der nothwendigen Betriebsenergie angesehen.

1) Chudiakow, Landw. Jahrbuch 1894, Bd. 23, p. 454. Vgl. ferner Ad. Mayer, Zeitschr. für Biolog. 1882, Bd. 18, p. 523; Lafar, Techn. Mykologie 1897, Bd. I, p. 20. Hier findet sich auch eine Aufzählung der verschiedenen Gährungstheorien.

2) Pflüger, Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 10, p. 251.

3) Pfeffer, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 805. — Ueber die Entdeckung d. intramol. Athmung vgl. § 99.

4) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 636; Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889, p. 480.

5) So von Godlewski, Borodin, Reinke, vgl. Pfeffer 1885, l. c., p. 674.

6) Pasteur, Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 1260.

7) Pasteur, Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 452; Études s. l. bière 1876, p. 258.

Diese generelle Auffassung passt also für jeden beliebigen und somit auch für den Fall, dass der anaerobiotische Betrieb ohne eine sog. Gährung erreicht wird. Denn die erfolgreiche Ausnutzung hängt nicht schlechthin von der Quantität des Umsatzes ab und auch in den Aeroben wird die nöthige Betriebsenergie mit und ohne Gährung gewonnen. Da der Betriebsumsatz auch in jedem ausgewachsenen Organismus fortschreitet, so verfiel Pasteur darin in einen Irrthum, dass er die Wachsthumsthätigkeit als eine Bedingung der Gährthätigkeit ansah. Diese beiden Processe wurden dagegen von Liebig[1]) auseinandergehalten, der aber in seinen vorwiegend chemischen Betrachtungen die physiologische Bedeutung der Gährung verkannte.

In jedem Falle hängt es aber von den Eigenschaften und Fähigkeiten des Organismus ab, ob ein bestimmter Körper unter den obwaltenden Bedingungen in der Ernährung und in dem Betriebsstoffwechsel verarbeitet und nutzbar gemacht wird (vgl. § 66). Wie das erreicht und ausgeführt wird, das kann auch für die Gährungen nur in Verband mit der Stoffwechselthätigkeit ermittelt und aufgeklärt werden. Dieser Zusammenhang ist u. a. auch in der geistreichen Gährungstheorie von Nägeli nicht genügend berücksichtigt. Wir haben indess keine Veranlassung auf diese und andere speculative Betrachtungen näher einzugehen. Hierüber geben die citirten Bücher Aufschluss, aus welchen ferner zu ersehen ist, wie die Gährung als ein physiologischer Vorgang durch die Arbeiten von Schwann, Schröder und Dusch, Pasteur erkannt wurde[2]).

§ 103. Ausblick auf einige Gährungen.

Bei unserer Aufgabe, das Wesen des Betriebsstoffwechsels zu charakterisiren, durfte natürlich nicht in einseitiger Weise Rücksicht auf die mannigfachen Umsetzungen genommen werden, die in Hinsicht auf Quantität und Qualität der Endproducte als Gährungen bezeichnet werden, unter denen man weiter Oxydations- und Spaltungsgährungen unterscheidet, und die man nach den auffälligsten Producten zu benennen pflegt (§ 94). Die physiologische Seite und Bedeutung dieser Processe ist aber in diesem Kap. und auch schon in Kap. VIII voll berücksichtigt und behandelt. Als Consequenz dieser Betrachtungen ergiebt sich u. a. ohne weiteres und ist sogar z. Th. ausdrücklich ausgesprochen, dass auch in den Gährungsvorgängen die Eigenschaften und Fähigkeiten des Organismus darüber entscheiden, ob und in welchem Sinne ein Stoff vergohren wird. Der Erfolg wird naturgemäss, wie zahlreiche Erfahrungen bestätigen, in mehr oder minder hohem Grade durch die Natur des dargebotenen Materials, sowie durch anderweitige Verhältnisse modificirt. Denn wie der Organismus und seine Thätigkeit, so ist auch die Gährthätigkeit, sowie ihr Verhältniss zum Wachsthum keine unveränderliche Constante[3]). Jedoch erlaubt die specifische Befähigung dem einen Organismus zahlreiche, dem anderen aber nur einen oder einige Stoffe zu

1) Liebig, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1870, Bd. 153, p. 1.

2) Vgl. u. a. Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 6, 266; Lafar, Technische Mykolog. 1897, Bd. I, p. 6 ff.; Ad. Mayer, Die Gährungschem. 1895, IV. Aufl., p. 20 ff.

3) Vgl. die genannten Lehrbücher, sowie u. a. P. Frankland, Centralbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 15, p. 103.

vergähren. Letzteres ist aus den schon dargelegten Gründen häufiger der Fall in Spaltungsgährungen (z. B. bei der Bierhefe), als in typischen Oxydationsgährungen, zu denen u. a. die Oxalsäuregährung zählt, welche gewisse omnivore Schimmelpilze mit sehr verschiedenem Nährmaterial zu Stande bringen. Hervorgehoben ist auch schon, dass in manchen Gährungen nur ein oder zwei, in anderen Gährungen aber zahlreichere Producte in den Vordergrund treten. Uebrigens begegnet man in irgend einer der zahlreichen Gährungen, wenn auch theilweise nur nebenbei, wohl allen Stoffen, die in § 98 als Producte des Betriebsstoffwechsels aufgeführt sind.

Mit Befähigung zu einer Gährthätigkeit bedingt ist, dass die Ausübung derselben für den Betrieb unerlässlich ist. Denn auf das Gedeihen von Penicillium, Aspergillus u. s. w. hat es keinen wesentlichen Einfluss, ob diese Pilze den Zucker zu Oxalsäure vergähren oder total verbrennen[1]) und nach Liborius[2]) erwächst Bacillus prodigiosus im anaeroben Leben bei Darbietung von Zucker mit, ausserdem aber ohne Gährung. Jedenfalls ist Gährung nicht für das anaerobe Leben bei allen Organismen nothwendig, und so dürfte es wohl in manchen Fällen gelingen, die Gährthätigkeit, in analoger Weise wie die Production von Farbstoffen u. s. w. (§ 88, 89), transitorisch oder permanent zu unterdrücken und somit in letzterem Falle Culturrassen zu erhalten, denen die Gährfähigkeit abhanden gekommen ist. Letzteres will in der That Fitz[3]) mit seinem Bacill. butylicus durch längere Cultur bei hoher Temperatur oder bei reichlichem Sauerstoffzutritt erreicht haben. Ausserdem geht aus den Beobachtungen Grimbert's[4]), nach denen Bacill. orthobutylicus nur nach vorausgegangener Cultur in Dextrose eine reichliche Vergährung des Inulins unter Bildung von Butylalkohol ausführt, sowie aus verschiedenen Beobachtungen an anderen Organismen, wenigstens soviel hervor, dass die Gährbefähigung Verschiebungen zulässt. Falls sich aber durch ein näheres Studium dieser Fragen eine Zergliederung der Gährung und des eigentlichen Betriebsstoffwechsels erreichen lässt, so ist damit ein wesentlicher Fortschritt errungen. An eine solche Zergliederung ist aber, wie schon § 102 dargethan wurde, wenigstens in bestimmten Fällen zu denken, in welchem der Gährungsumsatz durch eine Erweiterung des unentbehrlichen Betriebsstoffwechsels oder durch Processe herbeigeführt wird, die neben diesem herlaufen. An besagter Stelle ist schon darauf hingewiesen, dass während der Aerobiose die Alkoholgährung für den Betriebsstoffwechsel der Hefe vielleicht in gewisser Hinsicht ohne Belang oder doch nicht unbedingt nothwendig ist.

Entspricht die bei aerobem Leben mögliche totale Verbrennung der vollständigsten Ausnutzung im Stoffwechsel, so ist doch in diesem auch die regulatorische Bildung von Säuren von Wichtigkeit (§ 85). Ferner ist die Anhäufung von Säuren, Alkohol u. a. Producten offenbar von Bedeutung in der Concurrenz mit anderen Organismen (§ 92). Das setzt freilich eine relativ ansehnliche Resistenz gegen die eigenen Producte voraus, die z. B. den Milchsäurebacterien

1) Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 553. Vgl. § 85.

2) Liborius, Zeitschr. f. Hygiene 1886, Bd. I, p. 172.

3) Fitz, Bericht d. chem. Ges. 1882, p. 867. — Nach Wehmer (Centralbl. f. Bacteriol. 1897, II. Abth., Bd. 3, p. 102) scheint es Rassen von Aspergillus niger zu geben, die nicht zur Oxalsäuregährung befähigt sind.

4) Grimbert, Annal. d. l'Institut Pasteur 1893, Bd. 7, p. 401.

und Buttersäurebacterien nicht beschieden ist. Bei der ökologischen Beurtheilung muss man aber nicht nur den Selbstzweck, sondern auch die Bedeutung der Thätigkeit im Zusammenwirken und in dem Gesammtkreislauf im Auge haben (§ 51, 64). In diesem ist von wesentlicher Bedeutung auch eine partielle Zertrümmerung, auf welche die Anaeroben angewiesen sind, die aber auch von nicht wenigen Aeroben ausgeführt wird. Bei einer solchen mögen aber manche niedere Organismen ebenso ökonomisch arbeiten als bestimmte Pilze, deren Aufgabe augenscheinlich darin besteht, organische Substanz in ausgedehntem Maasse total zu verbrennen (§ 95). Diesen Pilzen würden wir in der That mit Rücksicht auf den massenhaften Umsatz Gährthätigkeit zuschreiben, wenn als Endproducte nicht Kohlensäure und Wasser, sondern andere bleibende Producte entständen. Immer wird übrigens nur ein gewisser und oft ein nur sehr kleiner Bruchtheil der Nahrung für formative und plastische Zwecke verwandt (§ 50, 77). Dieser Bruchtheil ist z. B. sehr gering, wenn durch die sich reichlich vermehrenden Erreger der Alkohol- oder Milchsäuregährung 95 Proc. des Zuckers der Vergährung anheimfallen.

Erwägt man, dass in jedem Betriebsstoffwechsel ein ansehnliches Quantum des Nährmaterials in Producte zerfällt, die secernirt werden und secernirt werden müssen, dass hierbei neben den Producten der totalen Verbrennung andere Stoffe bald in geringer, bald in ansehnlicher Menge entstehen, so ist es selbstverständlich, dass eine scharfe Scheidung von Athmung und Gährung unmöglich ist. Zudem lässt sich u. a. die Verarbeitung des Zuckers so leiten, dass durch Aspergillus viel oder wenig Oxalsäure, durch Mucor racemosus (je nach der Sauerstoffversorgung) viel oder gar kein Alkohol gebildet wird. Desshalb ist es aber doch erlaubt, die im Volksmund ausgebildete Bezeichnung »Gährung« zur Kennzeichnung auffälliger physiologischer Stoffumsetzungen zu benutzen, die nicht durch eine totale Verbrennung erreicht werden. Für die ausgiebige Secretion der nicht gasförmigen Producte sind besonders kleine und niedere Pflanzen geeignet, unter denen bis dahin nur für eine grössere Zahl der heterotrophen Pilze (incl. Bacterien) Gährthätigkeit bekannt ist (vgl. § 94). Bei solcher Sachlage hiesse es geradezu den in der Natur vorhandenen und für das Verständniss unerlässlichen Zusammenhang verkennen, wenn man mit dem Begriff »Gährung« mehr als eine conventionelle und unsichere Abgrenzung verknüpfen wollte. Auch kommt es durchaus nicht in allen Umsetzungen, die man als Gährungen bezeichnet, zu ausgiebiger Gasbildung, die auch in einigen Anaeroben zu fehlen scheint (§ 98). Uebrigens mag die lebhafte Gasentwickelung, auf die Beyerinck[1] das Hauptgewicht legt, da, wo sie vorhanden ist, für Mischungen, sowie für Emporführung der Gährorganismen zum Luftgenuss von Bedeutung sein. Auch gegen die enzymatischen Wirkungen ist eine absolute Abgrenzung kaum möglich. Denn es wäre ungerechtfertigt, dann nicht mehr von Gährung zu reden, wenn es etwa gelingen sollte, ein Enzym als nächste und fassbare Ursache für die Alkoholgährung (wie für die Harnstoffgährung) nachzuweisen (§ 102).

Muss, wie schon gesagt, ein Eingehen auf die einzelnen Gährungsvorgänge unterbleiben, so scheint es doch vortheilhaft als Illustration zu den Gesammt-

---

1) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 11, p. 73; Butylalkoholgährung 1893, p. 44, 51. Vgl. ausserdem Flügge, Mikroorganismen 1896, Bd. I, p. 219; Ad. Mayer, l. c., p. 19; Lafar, l. c., p. 28; Wehmer, Centralbl. f. Bacteriol. 1894, Bd. 15, p. 511.

betrachtungen wenigstens die physiologische Seite einiger besser bekannter Gährungen kurz zu beleuchten. Für Weiteres sei auf die diesem Gebiete gewidmeten Sammelwerke verwiesen, so auf: Lafar, Technische Mykologie 1897; Flügge, Mikroorganismen II. Aufl. 1896; Ad. Mayer, Die Gährungschemie IV. Aufl. 1895; Schützenberger, Les fermentations, V. édit. 1889 u. s. w.

Alkoholgährung[1]. Für die seit alter Zeit und am häufigsten untersuchte Gährung, in welcher Zucker in Aethylalkohol und Kohlensäure ($C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_6O + 2CO_2$) zerspalten wird, kommen in der Praxis nur Arten des Genus Saccharomyces in Betracht. Uebrigens besitzen nicht alle Species diese Gährbefähigung, die im Keime in den meisten Pflanzen schlummert, die ausserdem ansehnlich in einzelnen Arten des Genus Mucor ausgebildet ist (vgl. § 99, 102.) Immerhin erreicht die Leistung dieser Mucorarten nicht die der gährtüchtigsten Hefearten, denen mit Hilfe ihrer Gährthätigkeit ein ansehnliches temporär anaerobiotisches Leben gelingt (§ 98).

Die untersuchten Saccharomyceten vermögen indess nur bestimmte Hexosen, sowie einige künstlich darstellbare Triosen und Nonnosen, nicht aber Tetrosen, Pentosen, Heptosen, Octosen zu vergähren, also auch nicht diejenigen Pentosen[2], die häufig in der Natur vorkommen. Zur Vergährung sind ferner nur Monosaccharide, also die Polysaccharide nur nach zuvoriger Spaltung geeignet. Diese wird durchgehends durch ein Enzym besorgt. Denn bei näherer Untersuchung der zweifelhaften Fälle ist es schliesslich immer gelungen, ein geeignetes Enzym nachzuweisen, das gewöhnlich, aber doch nicht immer secernirt wird (vgl. § 91). Eine Secretion unterbleibt z. B. bei Monilia candida, die früher als ein Beispiel für die directe Vergährung des Rohrzuckers angesehen wurde. Dieser wird nicht invertirt und vergohren von Saccharomyces octosporus, der aber Maltose spaltet und vergährt, während Saccharom. Marxianus sich gerade umgekehrt verhält. Ferner ist ein den Milchzucker spaltendes Enzym für einige derjenigen Hefen nachgewiesen, welche die Lactose vergähren[3]. Aus den negativen Resultaten folgt aber zugleich, dass der Rohrzucker u. s. w. ohne Mithilfe eines Enzyms in den Protoplasten nicht zerspalten wird (§ 91). Somit darf man annehmen, dass in der Selbstgährung Reservestoffe und Körperbestandtheile nur soweit nutzbar gemacht werden, als die Ueberführung in ein geeignetes Monosaccharid gelingt.

Die verschiedenen Mono-Hexosen sind wiederum in ungleichem und specifisch differentem Grade zur Vergährung geeignet. Hervorgehoben sei hier nur, dass u. a. die untersuchten Hefen d-Glucose (Dextrose) und d-Fructose (Lävulose), aber nicht deren optische Antipoden vergähren. Ob letztere auch zur Ernährung mit Hilfe der Sauerstoffathmung ungeeignet sind, bleibt zu entscheiden.

---

1) Ausser den schon cit. Werken von Flügge, Lafar, Ad. Mayer geben weitere Auskunft u. a.: Jörgensen, Mikroorganismen der Gährungsindustrie 1892: Hansen, Unters. a. d. Praxis d. Gährungsindustrie 1890 ff. u. Meddelelser f. Carlsberg Laboratoriet 1888, Bd. II, p. 143; Lintner, Handb. d. landw. Gewerbe 1893 u. s. w.

2) Die Arabinose wird z. B. nach Frankland u. M. Gregor (Jahrb. d. Gährungsorganismen f. 1892, p. 232) durch gewisse Bacterien unter Bildung von Aethylalkohol u. Essigsäure vergohren.

3) Näheres auch bei Tollens, Handbuch d. Kohlenhydrate 1895, Bd. II, p. 48. — Von neueren Arbeiten vgl. z. B. E. Fischer, Bericht d. chem. Ges. 1895, p. 984, 3024, 3034. — Vgl. auch Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 224.

Jedenfalls ist bekannt, dass zwei stereoisomeren Verbindungen ein sehr verschiedener Nährwerth zukommen kann (§ 66). Andererseits wird durch verschiedene Hefearten von den beiden structurell verschiedenen Verbindungen, von der d-Glucose (eine Aldose) und der d-Fructose (Ketose) bald die eine, bald die andere Zuckerart in der Gährung bevorzugt. Uebrigens ist zu beachten, dass Bacillus butylicus mit Glycerin eine Alkoholgährung ausführt[1]), und dass wir keinen Grund haben, in diesem Falle eine zuvorige Ueberführung des Glycerins in Zucker anzunehmen.

In Uebereinstimmung mit Nägeli[2]) haben verschiedene Studien[3]) gelehrt, dass durch die reichlichste Versorgung mit Sauerstoff die Gährthätigkeit einer normal ernährten Hefe nicht unterdrückt wird, dass diese vielmehr ungefähr gleichviel Alkohol bildet wie zuvor. Da aber nunmehr in den Versuchen von Giltay und Aberson ungefähr 21 Proc. des verschwindenden Zuckers der Sauerstoffathmung anheimfielen, so war ein ungünstigeres Verhältniss zwischen Zuckerconsum und Alkoholproduction geschaffen. Da ferner bei Durchlüftung eine grössere Anzahl von Hefezellen entstand und an der Gährung betheiligt war, so hatte die einzelne Zelle eine etwas geringere Gährthätigkeit entwickelt. Ein ökonomischerer Umsatz des Zuckers in Alkohol war also ohne Sauerstoff, eine im allgemeinen bessere Ausnutzung des Zuckers für Wachsen und Vermehren aber mit Hilfe der Sauerstoffathmung erreicht. Ohne freien Sauerstoff ist aber nur für gewisse, jedoch ziemlich ansehnliche Zeit in der temporär anaeroben Hefe Erhaltung des Lebens und der Gährung möglich. Jedoch lässt sich nicht ohne weiteres voraussagen, ob bei Ausdehnung der Versuchszeit ein Maximum der Wachsthums-, bezw. der Gährthätigkeit bei continuirlicher beschränkter oder bei intermittirender Luftzufuhr eintritt[4]).

Offenbar wird die Reaction der Hefe durch die übrigen Ernährungs- und Culturbedingungen beinflusst. Denn in den Versuchen Chudiakow's (l. c.) erzielte die Durchleitung der Luft in der mit Würze oder Pepton versorgten Hefe keine Depression der Gährung, während die Kohlensäurereduction allmählich mehr und mehr zurückging, wenn als einzige Stickstoffquelle Ammoniaksalze zur Verfügung standen. Allerdings muss durch fernere Studien weiter aufgeklärt werden, unter welchen Umständen ein solcher Erfolg eintritt, ob die Hefe, welche mit solcher Nahrung bei Luftzutritt gedeiht, vielleicht unter besagten Verhältnissen die Gährthätigkeit (analog wie ein Mucor) einstellt (§ 102), oder ob, wie Chudiakow annimmt, in Folge des Wechsels eine Schädigung eintritt. Unmöglich ist solches nicht, wenigstens ist bekannt, dass gewisse Bacterien (Rauschbrand u. s. w. § 100) je nach den Culturbedingungen bei Zufuhr von Luft zu Grunde gehen oder fortleben. Eine Erledigung dieser Angelegenheit ist auch nicht durch Rapp[5]) erbracht, der unter

---

1) Buchner, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1885, Bd. IX, p. 393. (Vgl. § 102.)

2) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 17.

3) Giltay und Aberson, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 543; Chudiakow, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 428; Iwanowsky, Jahresb. der Gährungsorganismen f. 1894, p. 116. — Die übrige Lit. ist in diesen Arbeiten citirt.

4) Es ist hier nicht nöthig zu discutiren, was man am besten Gährkraft u. s. w. nennt. Vgl. hierüber Giltay u. Aberson, l. c., u. Jahrb. für wiss. Bot. 1896, Bd. 30, p. 71; A. Brown, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, Bd. 3, p. 38. — Jedenfalls sind alle oben angedeuteten Beziehungen, so gut wie z. B. die Relation zwischen Sauerstoffathmung und Wachsen keine invariablen Constanten. Vgl. § 102.

5) Rapp, Bericht d. chem. Ges. 1896, p. 1983.

seinen Versuchsbedingungen die Resultate Chudiakow's nicht bestätigt fand und zugleich beobachtete, dass sehr starkes Durchschütteln die Gährthätigkeit der Hefe herabsetzt. Hierdurch würden indess die Beobachtungen Chudiakow's nur dann erklärbar sein, wenn sich die Empfindlichkeit der Hefe gegen Erschütterungen mit der Zusammensetzung der Culturflüssigkeit ändert.

Der Verlauf und die Intensität der Gährung hängt natürlich von der Zuckermenge, der Vermehrung der Hefe, der Anhäufung der Producte und vielen anderen Umständen ab (über die Temperatur u. s. w. vgl. § 104). Die gährtüchtigsten Saccharomycesarten vertragen übrigens eine Concentration des Alkohols, die den meisten anderen Pflanzen tödtlich ist. Denn sie vermögen mit derZeit in der Gährflüssigkeit bis zu 14 Volproc. Alkohol zu erzeugen, der aber schon bei etwa 12 Proc. das Wachsthum hemmt[1]). In Versuchen Hansen's[2]) brachten es Mucor erectus und racemosus bis auf 8 Proc., Mucor mucedo aber nach 6 Monaten nur auf 3 Proc. Alkohol. Die Leistung von Mucor mucedo wird also bei Ausschluss des Sauerstoffs von manchen Keimpflanzen und Früchten übertroffen (§ 99).

Selbst von den besten Hefen werden 5—6 Proc. des Zuckers anderweitig verarbeitet, d. h. zur Bildung von Glycerin, Bernsteinsäure, Essigsäure und geringen Quantitäten anderer Stoffe verwandt. Die absolute und relative Menge dieser Stoffe ist mit dem Verlaufe der Gährung, sowie nach äusseren Einflüssen u. s. w. veränderlich. Zudem bilden verschiedene Pflanzen ausser Alkohol reichlich andere Stoffe, so dass schliesslich in gewissen Bacteriengährungen der Aethylalkohol nur noch als ein nebensächliches Product erscheint. Im allgemeinen scheint übrigens bei guten Hefen mit ungünstigen Gährbedingungen die Menge der Nebenproducte zuzunehmen. Zur Veranschaulichung des energischen Umsatzes sei mitgetheilt, dass in einem von Nägeli[3]) bei 30 C. angestellten Versuche Bierhefe im Laufe von 24 Stunden das 40fache ihres Trockengewichtes an Rohrzucker verarbeitete.

Auf systematische Verwandtschaft ist weder aus der Gährbefähigung, noch daraus zu schliessen, dass ganz verschiedene Pilze unter gewissen Bedingungen und so auch unter Gährbedingungen hefeartige Sprossungen produciren[4]). Auf Grund solcher Thatsachen ist irriger Weise wiederholt versucht, die Saccharomycesarten als Wuchsformen anderer Pilze anzusprechen, so auch wiederum in jüngster Zeit von Jörgensen, dessen Beobachtungen aber ebenfalls nicht die Selbständigkeit des Genus Saccharomyces zu erschüttern vermögen[5]). Wie sich diesen Arten in gewissen Grenzen physiologische und morphologische Eigenheiten anzüchten lassen, ist bei Hansen[6]) nachzusehen.

---

1) Vgl. z. B. Kayser, Jahresb. d. Gährungsorgan. 1892, p. 114; Wortmann, Landwirthsch. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 548, 535.

2) Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1888, Bd. 2, p. 160; Brefeld, Landw. Jahrbuch 1876, Bd. 5, p. 305; Pasteur, Étude s. l. bière 1876, p. 133. (Lesage, Annal. d. scienc. naturell. 1897, VII. sér., Bd. 3, p. 151.)

3) Nägeli, l. c., p. 32. — Weitere Zahlenwerthe z. B. bei Giltay u. Aberson, l. c. 1894, p. 560.

4) Vgl. hierüber z. B. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung u. s. w. 1896, p. 509 ff.; Schostakowitsch, Flora, Ergänzungsbd. 1895, p. 374, 394.

5) Klöcker u. Schiönning, Centralbl. f. Bacteriol. 1896, II. Abth., Bd. 2, p. 185; Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1896, Bd. 5, p. 66.

6) Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 859.

Buttersäuregährung. Durch die Untersuchungen verschiedener Forscher[1] ist bekannt, dass die Buttersäure, welche bekanntlich in Fäulnissprocessen häufig auftritt, von vielen Bacterien als hauptsächliches oder beiläufiges Product gebildet wird. Einige dieser Arten sind obligate Aeroben, die meisten aber sind obligate oder facultative Anaeroben, zu denen auch das den molecularen Stickstoff assimilirende Clostridium Pasteurianum gehört (§ 69). Die untersuchten Arten scheinen sämmtlich Dextrose, ausserdem aber nur gewisse und nicht immer dieselben anderweitigen Stoffe zu vergähren. Vielfach ist nicht näher studirt, wie weit sich diese Befähigung auf Eiweisskörper erstreckt, die z. B. von dem anaeroben Clostridium foetidum (Liborius) und von Hüppe's aerobem Bacillus butylicus unter Bildung übelriechender Gase energisch verarbeitet werden. Dagegen pflegen bei der Vergährung der Kohlenhydrate von Gasen nur CO_2 und H und ausserdem verschiedene anderweitige Producte aufzutreten. Das Verhältniss dieser Producte ist nicht nur mit dem Gährmaterial, sondern auch mit dem Verlaufe der Gährung und nach äusseren Verhältnissen veränderlich, wie aus den Untersuchungen von Fitz, Perdrix, Grimbert, Beyerinck, Duclaux u. a. hervorgeht. Jedenfalls wird aber dasselbe Material durch verschiedene Arten in specifisch verschiedener Weise umgesetzt. Wenn vielleicht von einer Species der Zucker zunächst in Milchsäure gespalten werden sollte, so nimmt die Gährung doch sicher nicht immer diesen Verlauf, da z. B. ein von Botkin[2]) untersuchtes Buttersäurebacterium Lactate gar nicht vergährt.

Als Beispiel für die Variabilität der Gährproducte einer bestimmten Art sei hier folgendes aus den Erfahrungen Grimbert's über den anaeroben Bacillus orthobutylicus erwähnt, der Dextrose, Rohrzucker, Maltose, Milchzucker, Stärke, Dextrin, Inulin, Mannit, Arabinose, Glycerin vergährt, dagegen arabisches Gummi, Erythrit, Glykol, milchsaures und weinsaures Calcium nicht angreift. Bei der Vergährung des Zuckers wird neben viel Buttersäure reichlich Butylalkohol und Essigsäure, sowie CO_2 und H gebildet. Letzterer nimmt im Verlaufe der Gährung im Verhältniss zu CO_2 allmählich ab, zugleich nimmt die Menge des Butylalkohols continuirlich zu, die der Buttersäure und Essigsäure aber ab. Hierbei wirkt offenbar die freie Säure regulierend, da nach Zusatz von $CaCO_3$ die Säureproduction wiederum ansteigt. Ausserdem lassen sich aber augenscheinlich die Eigenschaften dieser und anderer Bacterien durch die Culturbedingungen transitorisch oder permanent verschieben (vgl. 763) Das erschwert noch weiter die Bestimmung und Identificirung der von verschiedenen Forschern benutzten Arten. So ist es unsicher, inwieweit mit den von anderen Forschern benutzten Arten die von Beyerinck studierten Species identisch sind (vgl. Baier, l. c. p. 119), über welche hier einige Mittheilungen folgen. Nach Beyerinck ist: 1. Granulobacter saccharobutyricum das gewöhn-

1) Ich nenne hier Prazmowski, Unters. über d. Entwickelungsgesch. u. Fermentwirkung einiger Bacter. 1880; Fitz, Bericht der chem. Ges. 1882, p. 867; 1884, p. 188; Hüppe, Mittheilg. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt 1884, Bd. 2, p. 319; Perdrix, Annal. d. l'Institut Pasteur 1891, Bd. 5, p. 287; Grimbert, ebenda 1893, Bd. 7, p. 353. Beyerinck, Butylalkoholgährung 1893 (Sep. a. Verhdlg. d. Koninkl. Akad. d. Wetenschappen to Amsterdam); Duclaux, Annal. d. l'Institut Pasteur 1895, Bd. 9, p. 811; v. Klecki, Centralbl. f. Bacter. 1896, Abth. 2, Bd. 2, p. 288. — Zusammenfassung bei E. Baier, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 17; Flügge, l. c., p. 236; Lafar. l. c., p. 164.

2) Botkin, Zeitschr. f. Hygiene 1892, Bd. 11, p. 432.

liche anaerobe Buttersäurebacterium des Zuckers, das neben Buttersäure, CO_2, H, etwas Butylalkohol bildet. Dieses Bacterium ist vielleicht mit dem Bacillus butylicus Fitz identisch und mit dem Bacill. orthobutylicus verwandt. 2. Granulobacter butylicum ist ebenfalls anaerob, bildet neben CO_2 und H wesentlich Butylalkohol. Daneben tritt beim Vergähren von Dextrose etwas, bei dem Vergähren von Maltose keine Buttersäure auf. 3. Granulobacter lactobutyricum vergährt als anaerobe Clostridiumform auch Calciumlactat unter Bildung von Butyrat, CO_2, H und einigen Nebenproducten. An der Luft verliert dieses Bacterium die Gährkraft und wandelt nunmehr das Calciumlactat, ohne Formirung von Buttersäure, in $CaCO_3$ um. Da aber auch bei anaerober Züchtung diese Art nach einigen Gährungen eingeht, so liegt vielleicht ein Organismus vor, der für seine Erhaltung einen periodischen Wechsel von Aerobiose und Anaerobiose nöthig hat (§ 97).

Milchsäuregährung. Auch die Milchsäure wird durch zahlreiche anaerobe und aerobe Arten von Bacterien besonders bei der Vergährung von Zuckerarten zum Theil als Haupt-, zum Theil nur als Nebenproduct erzeugt. Im günstigsten Falle wurden in den Versuchen Kayser's[1]), die sich auf eine grössere Zahl von typischen Milchsäurebacterien erstrecken, 95 Proc. des verarbeiteten Zuckers in Milchsäure gespalten ($C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$). Daneben wurde etwas Essigsäure, Ameisensäure u. s. w. und Kohlensäure gebildet. Jedenfalls tritt letztere oft in nur geringer Menge auf, und es scheint, dass CO_2, wie überhaupt Gase, in bestimmten Milchsäuregährungen ganz fehlen (§ 98). Vielleicht wird in diesen Gährungen die Betriebsenergie nicht, oder doch nicht in erster Linie durch die Zerspaltung des Zuckers in Milchsäure gewonnen, die als solche möglicher Weise ganz glatt vollbracht wird (§ 102).

Bei der Empfindlichkeit gegen freie Säure kommt die Gährung bald zum Stillstand, wenn nicht durch $CaCO_3$ für Neutralisation gesorgt ist. Doch variirt der Grenzwerth der freien Säure, bis zu welcher es die Gährthätigkeit zu bringen vermag, nicht nur nach der Art, sondern auch nach den Ernährungs- und Culturbedingungen. Beide Umstände haben auch, in analogem Sinne wie bei der Buttersäuregährung, auf Haupt- und Nebenproducte Einfluss. So kann es kommen, dass ein Bacterium, das normal die racemische (optisch inactive) Aethylidenmilchsäure erzeugt, unter anderen Verhältnissen eine rechts- oder linksdrehende Milchsäure[2]) producirt.

Essiggährung. Eine kleine Menge Essigsäure ist ein häufiges Product in Spaltungs- und Oxydationsgährungen, besonders reichlich aber wird die Essigsäure von verschiedenen Bacterien[3]) durch Oxydation des Aethylalkohols gebildet, doch ist nach Lafar[4]) auch ein bestimmter Sprosspilz mit ähnlichen Eigenschaften ausgerüstet. Die Essigbacterien, von denen besonders Bacterium aceti und Pasteurianum durch Hansen[5]) näher präcisirt sind, gewinnen durch Oxydation des Alkohols zu Essigsäure ihre Betriebskraft. So lange es nicht an Alkohol

---

1) Kayser, Annal. d. l'Institut Pasteur 1894, Bd. 8, p. 737. Vgl. ausserdem Flügge, l. c., p. 232; Lafar, l. c., p. 200, u. die hier cit. Lit.

2) Vgl. auch Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 226.

3) Ueber die Essiggährung vgl. Flügge, l. c., p. 248; Lafar, l. c., p. 343; Ad. Mayer, l. c., p. 170. (Henneberg, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, III. Abth., Bd. 3, p. 223.)

4) Lafar, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 13, p. 684.

5) Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1894, Bd. 3, p. 182.

mangelt, scheint Kohlensäure als Verbrennungsproduct gänzlich fehlen zu können (§ 96). Dagegen wird Kohlensäure reichlich gebildet, sobald bei Mangel von Alkohol die Essigsäure verathmet wird. Bis dahin wurde also die Essigsäure durch den Alkohol gedeckt, welcher dieselbe aber nicht vor der Verarbeitung durch den Kahmpilz (Mycoderma aceti)[1]) schützt. Auch wird die Essigsäure energisch in den Stoffwechsel von Penicillium u. s. w. gerissen, selbst wenn diesen Pilzen die beste organische Nahrung zur Verfügung steht (§ 67). So gut wie bei diesen Pilzen handelt es sich auch bei den Essigbacterien um einen physiologischen Process, der mit dem Leben zum Stillstand kommt[2]), von dem es aber noch fraglich ist, ob er ausschliesslich intracellular oder ob er auch extracellular verläuft (§ 101). Ein bestimmter Schluss kann natürlich nicht daraus abgeleitet werden, dass durch fein vertheiltes Platin eine ähnliche Oxydation vermittelt wird. Nach A. J. Brown[3]) sollen die Essigbacterien auch den Propylalkohol zu Propionsäure, dagegen nicht den Butyl- und Amylalkohol und — entgegen den Angaben Nägeli's — auch nicht den Methylalkohol oxydiren. Näher zu prüfen bleibt auch noch, inwieweit die Essigbacterien mit Glycerin, Zucker u. s. w. normal gedeihen und welche Producte sie dann bilden.

Die Essigsäurebildung geht am besten zwischen 20—30 C. von statten und kommt bei Bact. Pasteurianum bei 4 C. zum Stillstand, während sie bei Bacterium aceti noch langsam fortschreitet[4]). Unter günstigen Verhältnissen vermögen die Organismen die Flüssigkeit bis zu 8, ja selbst bis zu 14 Proc. Essigsäure[5]) zu bereichern, bevor die freie Säure ihre Thätigkeit lahm legt. (Ueber Oxalsäure- und Citronensäuregährung vgl. § 85 und 86, über andere Oxydationen § 96.)

Zusammenwirken. Die Kenntniss der Thätigkeiten und Fähigkeiten der Einzelorganismen bildet stets die Grundlage für die Beurtheilung und das Verständniss der Erfolge, die im Zusammenwirken, somit auch im Zusammenwirken der Bacterien mit ihresgleichen und mit anderen Organismen erzielt werden. In der Natur handelt es sich aber stets um ein Zusammenwirken, sei es, dass verschiedene Wesen simultan oder succedan, disjunct oder conjunct wirthschaften, und gerade bei dem schnellen Leben und Schaffen der Mikroorganismen werden die auf kürzere Zeit zusammengedrängten Wechsel und Erfolge besonders deutlich vor Augen geführt. Auf das Wesen solcher Verhältnisse ist in allgemeinen Zügen bei den Ausblicken auf den Kreislauf in der Natur und auf die mutualistischen und antagonistischen Beziehungen hingewiesen (§ 51, 64, 92). Bei dieser Gelegenheit hörten wir bereits, dass durch das Zusammenwirken von Organismen Ziele erreicht und Stoffe producirt werden, die bei isolirtem Leben nicht zu Stande kommen. Das ist u. a. schon der Fall, wenn ein Wesen einen Körper nicht in eine aufnehmbare Form zu bringen vermag, der ihm durch das lösende und vorbereitende Wirken eines anderen Organismus für die Verarbeitung oder speciell für die Vergährung zugänglich wird[6]).

---

1) Vgl. Beyerinck, Centralbl. f. Bacter. 1892, Bd. 11, p. 71.
2) Knierim u. Ad. Mayer, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 305.
3) A. J. Brown, Journal of the chemic. Society 1896, Bd. 49, p. 172, 432; 1887, p. 638. Seifert, Centralblatt f. Bacter. 1897 II, Bd. 3, p. 336.
4) Lafar, Centralbl. f. Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 145.
5) Lafar, l. c., p. 139; Steinmetz, Jahresb. d. Gährungsorgan. 1892, p. 243.
6) Auf diesem Wege wird z. B. die in Zuckerarten umgesetzte Cellulose allen

Durch das Zusammengreifen zahlreicher Bacterien kommen auch die Fäulnissvorgänge zu Stande, die bekanntlich nach Material- und anderen Verhältnissen ungleich verlaufen, insbesondere aber bei Gegenwart eiweisshaltiger Substanzen zahlreiche Producte und unter diesen übelriechende Gase liefern. Wenn diese und viele andere Producte bei reichlichster Durchlüftung theilweise oder ganz schwinden[1]), so ist zu beachten, dass mit der Sauerstoffzufuhr zu dem zuvor sauerstofffreien Inneren nicht nur die Thätigkeit der obligaten Anaeroben unterdrückt und die der facultativ Anaeroben modificirt wird (vgl. § 102), sondern dass unter den veränderten Verhältnissen zugleich andere obligat oder facultativ Aerobe die Oberhand gewinnen. Es genügt auch schon, dass durch solche Thätigkeiten SH_2 oder andere Stoffe beschlagnahmt und verarbeitet werden, um ein merkliches Auftreten und Ansammeln derselben auch dann zu verhindern, wenn sie nach wie vor von bestimmten Bacterien erzeugt werden. Auf die Mannigfaltigkeit dieser und anderer Combinationen, die im Walten und Schaffen in der Natur eine ungemein hervorragende und wichtige Rolle spielen, können wir natürlich nicht eingehen. In Bezug auf die Fäulnissvorgänge verweise ich auf: Flügge, l. c. p. 254; Lafar, l. c. p. 260; Herfeldt, Centralblatt für Bacteriologie 1895, II. Abth., Bd. I, p. 74.

§ 104. Beeinflussung durch äussere Verhältnisse.

Im allgemeinen wird jeder Wechsel der äusseren Verhältnisse in etwas auf den Betriebsstoffwechsel influiren (vgl. § 92 und Kap. I), und demgemäss wird eine inducirte Veränderung der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit von einer gewissen Variation der Athmungsthätigkeit begleitet sein. Freilich ist das nicht für alle Fälle erwiesen, doch deuten die vorliegenden Erfahrungen darauf hin, dass (bei Constanz der Temperatur) mit dem Wachsen und Bewegen der Regel nach auch die Athmung zunimmt. Eine Beschleunigung der Athmung muss aber nicht umgekehrt eine Beschleunigung der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit zur Folge haben, die ohnedies endlich ausklingt, während der Betriebsstoffwechsel nur mit dem Leben und der Lebensthätigkeit zum Stillstand kommt (vgl. § 105).

In Folgendem können wir aber nur auf die allgemeinsten und uns zunächst entgegentretenden Beziehungen der Athmung zur Aussenwelt einen Blick werfen. Wir werden demgemäss nicht auf die Reactionen eingehen, die sich Hand in Hand mit den allmählichen Veränderungen und Verschiebungen des Waltens und Schaffens einstellen. Uebrigens ist schon des Einflusses des Sauerstoffs und der Nähr-

möglichen Vergährungen zugänglich. Doch giebt es auch Organismen, die zugleich das Lösen der Cellulose besorgen. Ueber Cellulosevergährung vgl. Flügge, l. c., p. 241; Herfeldt, Centralbl. für Bacteriol. 1895, II. Abth., Bd. I, p. 116; Omelianski, Compt. rend. 1895, 4. Novbr. — Einiges über Mischculturen ist § 64 u. 92 erwähnt. Dahin zählt z. B. auch die Bereitung des Ingwerbiers (vgl. M. Ward. Bot. Centralbl. 1892, Bd. 50. p. 326) u. des Kefir (vgl. Flügge, l. c., p. 262; Freudenreich, Centralbl. f. Bacteriol. 1897, II. Abth., Bd. 3, p. 87).

1) Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1884, Bd. 8, p. 214.

stoffe, sowie der Variation und des Einflusses der Producte gedacht (Kap. IX und VIII). Dabei hörten wir, dass die Pflanze, je nach Umständen, schnell auf das den neuen Verhältnissen entsprechende Tempo der Thätigkeit übergeht oder sich erst allmählich accommodirt (vgl. z. B. § 100), dass ferner, mit einer endlich zum Tode führenden Benachtheiligung auch die Athmung abnimmt, dass also die Athmung umgekehrt bei rechtzeitiger Wiederherstellung der früheren Verhältnisse erst mit der Zeit auf das frühere Maass zurückkehrt. Bei einem schnellen Wechsel der Aussenbedingungen dürfte die Athmung, analog wie bei der Selbstregulation in Maschinen und Apparaten (im Thermostat u. s. w.), nicht nur nachhinken, sondern öfters vor dem definitiven Uebergang in die neue Gleichgewichtslage eine gewisse transitorische Ueberregulation erfahren. Eine solche wird übrigens in gleichem Sinne zuweilen in Wachsthums- und Bewegungsvorgängen bemerklich. Bei Constanz der allgemeinen formalen Bedingungen scheint ausserdem als Gegenreaction auf solche mechanische, chemische u. s. w. Eingriffe, die nicht bis zur bleibenden Schädigung getrieben sind, nicht selten eine transitorische oder permanente Steigerung der Athmung (zuweilen im Verband mit einer Beschleunigung der Wachsthumsthätigkeit) hervorgerufen zu werden.

Einfluss der Temperatur. Wie nicht anders zu erwarten, kommt der Betriebsstoffwechsel in der lebendigen und turgescenten Pflanze erst bei tiefer Temperatur zum Stillstand. Bei —2 bis —4 C. ist gewöhnlich noch eine merkliche Sauerstoffathmung im Gange, die Jumelle in Nadeln von Coniferen und in Flechten noch bei —10 C. zu erkennen vermochte[1]).

Mit der Temperatur steigt die Sauerstoffathmung erheblich und augenscheinlich dauernd, bis ein benachtheiligender Einfluss der Wärme sogleich oder nach einiger Zeit einen Abfall bewirkt. Innerhalb der günstigen und auf die Dauer zulässigen Temperaturen hat also die Athmung nicht, wie Wachsen, Kohlensäurezersetzung und auch verschiedene andere Stoffwechselprocesse (§ 92), ein ausgesprochenes Optimum aufzuweisen (vgl. Fig. 50, p. 321). Der Mangel eines Optimums ist möglicher Weise nur als die Folge der Nichtausbildung einer Selbststeuerung aufzufassen, für deren Ersparung aber wohl bei hoher Temperatur ein unnöthig grosser Consum von Nährstoffen in den Kauf genommen werden muss[2]). Denn es ist nicht wahrscheinlich, dass bei Reduction der übrigen Leistungen, die fortdauernde Steigerung der Athmung einen Vortheil gewährt, da die dadurch erzielte Temperaturerhöhung und die versuchte intramoleculare Bewegung eher auf ein Herabdrücken, als auf ein Hinaufschrauben des noch ertragbaren Temperaturmaximums hinarbeiten dürften.

Im allgemeinen ergaben ältere und neuere Untersuchungen[3]) den gekenn-

1) Vgl. besonders Kreusler, Landw. Jahrb. 1888, Bd. 18, p. 172; Clausen, ebenda 1890, p. 897; Jumelle, Rev. général. d. Bot. 1893, Bd. 25, p. 599; Ziegenbein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 599. Die ältere Lit. (Ad. Mayer, Rischavi, Pedersen etc. hier citirt.

2) Ueber die Verschiebung d. ökonomischen Coefficienten mit d. Temperatur. Vgl § 66 u. 95. — Ueber das Verhältniss von Kohlensäureassimilation und Athmung § 88.

3) Kreusler, Landw. Jahrb. 1887, Bd. 16, p. 746; 1888, Bd. 17, p. 172; 1890, Bd. 19, p. 663; Clausen, l. c. 1890, p. 894; Ziegenbein, l. c. 1893; Chudiakow, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 349; Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI

zeichneten Verlauf der Athmungscurve. Jedenfalls ist ein Optimum, das nahe der Tödtungstemperatur liegen müsste, nicht sichergestellt. Clausen und Ziegenbein, die ein solches annehmen, stützen sich auf Versuche, in denen, soweit sich ersehen lässt, die Pflanze transitorisch benachtheiligt wurde, da sie bei der Rückkehr auf die frühere Vegetationstemperatur nicht wieder sogleich die zuvorige Athmungsthätigkeit aufnahm, wie es sonst üblich ist. Bei Erhöhung von 0° bis zu dem zulässigen Temperaturmaximum wird die Athmung sehr gewöhnlich um das 20—40fache gesteigert und nimmt, wie es die Curve (Fig. 50, p. 321) zeigt, nach oben hin nicht selten beschleunigt zu. Dass das Verhältniss CO_2 : O häufig, aber nicht immer constant bleibt, ist schon in § 96 erwähnt.

Als Resultante aus der Zunahme der athmenden Masse und der Steigerung der Athmung mit der Temperatur muss sich bei wachsenden Pflanzen für den zeitlichen Verlauf der Athmungscurve nothwendig ein Optimum ergeben. Ein solches liegt z. B. bei der Alkoholgährung zwischen 25—30 C. Ebenso ist ein Optimum auch für andere Gährungen beobachtet, in denen die Vermehrung der Mikroorganismen und der Gährthätigkeit Hand in Hand gehen. Jedenfalls hat die Curve der intramolecularen Athmung und der Sauerstoffathmung bei ausgewachsenen Pflanzen nach Chudiakow[1]) denselben Verlauf, und ebenso scheint bei Ausschluss des Wachsens, also für die einzelne Zelle, die Gährthätigkeit von Saccharomyces bis zu dem Temperaturmaximum zu steigen (Chudiakow, l. c. p. 470). Jedoch ist ein Generalisiren um so weniger erlaubt, als möglicher Weise die Gährthätigkeit ein besonderer, der anaeroben Athmung nur angegliederter Process ist (§ 102). Falls es gelingen sollte, beide Vorgänge durch die Temperatur, bezw. durch den Verlauf der Temperaturcurven auseinander zu halten, so würde das von wesentlicher Bedeutung für die Beurtheilung dieser Fragen sein. Andererseits wird bei erhöhter Temperatur in Folge der gesteigerten Oxydation die Oxalsäureproduction durch Aspergillus stark oder ganz reducirt (§ 86), und in analoger Weise scheinen auch in anderen Oxydationsgährungen mit der Temperatur Verschiebungen vorzukommen (über Essiggährung vgl. § 103).

Einfluss des Lichtes. Alle kritischen Untersuchungen haben gezeigt, dass der Regel nach die Athmung durch den Wechsel von Beleuchtung und Dunkelheit nicht sehr wesentlich beeinflusst wird. Immerhin scheint nach den ausgedehnten Untersuchungen von Bonnier und Mangin[2]) das Licht, und zwar hauptsächlich durch die minder brechbaren Strahlen, häufig eine geringe Verminderung der Athmungsthätigkeit zu verursachen. Diese Forscher[3]) zeigten auch

sér., Bd. 17, p. 271; 1884, Bd. 18, p. 359. Die Arbeiten von Wolkoff u. Ad. Mayer, Rischavi, Schützenberger und Quinquaud, Pedersen, sind in der citirten Literatur angegeben.

1) Chudiakow, Landw. Jahrb. 1894, Bd. 23, p. 350. — Hier ist auch dargethan, dass die anders lautenden Schlüsse Amm's (Jahrbuch f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 27) nicht gerechtfertigt sind.

2) Bonnier u. Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1884, VI. sér., Bd. 17, p. 281; Bd. 18, p. 353. Ferner Elfving, Einwirkung des Lichts auf Pilze 1890, p. 98; Puriewitsch, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 47, p. 130; Aereboe, Forschungen a. d. Gebiete der Agriculturphysik 1893, Bd. 16, p. 450. — Für intramoleculare Athmung Wilson, Flora 1882, p. 96.

3) Bonnier u. Mangin, l. c. 1886, VII. sér., Bd. 3, p. 14.

direct (durch Inactivirung der Chloroplasten mit Aether u. s. w.), dass sich die grünen Pflanzen ebenso verhalten wie die chlorophyllfreien Pflanzen und Pflanzentheile. Uebrigens konnte dieses auch nach anderweitigen Erwägungen und Erfahrungen nicht zweifelhaft sein, und es ist schon dargethan (§ 59), dass die Annahme Pringsheim's, das Licht bewirke eine Beschleunigung der Athmung, im Vereine mit den Hypothesen dieses Forschers über die Chlorophyllfunction entstand und nicht durch die Thatsachen gerechtfertigt ist.

Eine verlängerte Lichtentziehung kann aber naturgemäss die Athmungsthätigkeit einer solchen Pflanze nicht unberührt lassen, die im Dunklen abnorm wächst und arbeitet[1]). Ausserdem führt bei autotrophen Pflanzen die Sistirung der Kohlensäureassimilation allmählich einen Mangel an Nahrung herbei, der im allgemeinen eine Abnahme der Athmung im Gefolge haben wird. Eine solche Senkung wurde u. a. von Borodin[2]) nach fortgesetzter Verdunklung von Zweigen beobachtet. Bei schwacher Assimilation ist es somit wohl zu verstehen, dass schon während der Nachtzeit die Athmung der Wurzeln und Rhizome grüner Pflanzen etwas zurückgeht. In der That vermochte Areboe[3]) einen solchen Rückgang nach kräftiger Kohlensäurezersetzung nicht mehr zu finden. Ferner muss die Athmung abnehmen, wenn die Beleuchtung die Lebensthätigkeit der Pflanze schädigt. Bei Bacterien genügt aber vielfach das Sonnen-, ja das Tageslicht, um in mässiger Zeit eine Tödtung herbeizuführen. Andererseits mag in gewissen Fällen eine durch das Licht beschleunigte Zersetzung organischer Säuren eine transitorische Steigerung der Kohlensäureproduction bewirken (§ 56, 86).

Stoffliche Einflüsse. Bei ungenügender Menge der Nahrung wird vermuthlich durch eine weitere Zufuhr die Athmung in analogem Sinne wie die Gesammtthätigkeit beschleunigt und durch eine zu weit gehende Zufuhr endlich retardirt. Indess ist natürlich die Athmungsintensität, so wenig wie die Wachsthumsintensität, schlechthin von der Menge des Nährmaterials abhängig. In einer Küchenzwiebel beginnt z. B. ohne Zunahme der reichlich gespeicherten Glucose erst nach Ueberwindung der Winterruhe Wachsthum und gesteigerte Athmungsthätigkeit. Das schliesst nicht aus, dass an der Beschleunigung der Athmung, die eine in der Kälte süss gewordene Kartoffel bei der Rückkehr in Zimmertemperatur erfährt, die Anhäufung von Zucker wesentlich betheiligt ist[4]). Jedoch ist eine Zuckerhäufung, wie schon Johannsen[5]) darthat, durchaus nicht immer die Ursache derjenigen Athmungssteigerung, die nach einem Verweilen in abnormen Verhältnissen anscheinend als Regel eintritt (p. 572). Eine solche Steigerung wurde z. B. von Johannsen nach dem Aufenthalt in höherer Temperatur

---

1) Vgl. Bd. II. Ueber die Athmungsgrösse grüner u. etioirter Blätter vgl. Palladin, Rev. général. d. Bot. 1893, Bd. 5, p. 369. — Ueber die Athmungsgrösse der unter verschiedenen Verhältnissen erwachsenen Moose: Jönsson (Compt. rend. 1890, Bd. 109, p. 442). Ueber Lichteinfluss auf Kartoffeln: Ziegenbein, Jahrb. f. wiss. Botan. 1893, Bd. 25, p. 592.

2) Borodin, Bot. Jahresb. 1876, p. 920.

3) Areboe, l. c., p. 459. Diese tägliche Periodicität wurde schon beobachtet von Saikewicz (Bot. Jahresb. 1877, p. 723.

4) Es ist das die Ansicht von Müller-Thurgau, Landw. Jahrbüch. 1893, Bd. XI. p. 794; 1885, Bd. 14, p. 860.

5) Johannsen, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 707, 716.

oder in comprimirter Luft, von Maquenne[1]) nach dem Aufenthalt im sauerstofffreien Raume beobachtet.

Ferner dürfte im allgemeinen auch die Athmung zunehmen, wenn durch Reizstoffe die Thätigkeit beschleunigt oder erst erweckt wird (§ 73, 92). So erfährt z. B. durch kleine Dosen verschiedener Gifte das Wachsthum, und wahrscheinlich die Athmung eine zeitliche Beschleunigung, doch bleibt noch zu bestimmen, ob unter diesen Umständen im Verhältniss zur Erntemasse mehr oder weniger Zucker verathmet wird. Ebenso ist in Bezug auf die Beschleunigung der Gährung durch Gifte, überhaupt durch verschiedene Stoffe[2]) (Co, Fl, Chloroform u. s. w.) noch nicht näher zergliedert, was durch Wachsen und Vermehren oder durch erhöhte Thätigkeit der einzelnen Zelle erreicht wird und inwieweit es sich um transitorische oder permanente Reactionen handelt. In gewisser Hinsicht würde also eine Entscheidung leichter durch Versuche mit ausgewachsenen Theilen höherer Pflanzen herbeizuführen sein, die in einem ähnlichen Sinne zu reagiren scheinen. Wenigstens haben Elfving[3]) und Laurén[4]) vielfach eine Zunahme der Athmung bei Einwirkung von Aether- oder Chloroformdampf beobachtet, und einige entgegengesetzte Resultate mögen durch eine bis zur Schädigung getriebene Einwirkung veranlasst sein. Kommt diese Reaction ohne Wachsthum zu Stande, so wird bei dem Aufheben der Winterruhe durch Aetherisiren[5]) mit der Aufnahme des Wachsthums die absolute Athmung dauernd erhöht. Dagegen ist es noch nicht gelungen, ohne Tödtung und unter normalen Allgemeinbedingungen in der turgescenten Pflanze einen völligen Stillstand der Athmungsthätigkeit herbeizuführen, ein Erfolg, der allerdings zugleich eine Sistirung der Lebensthätigkeit kennzeichnen würde. Um so wichtiger wäre es, näher zu prüfen, ob, wie Cl. Bernard[6]) angiebt, die Alkoholgährung durch Chloroform vorübergehend aufgehoben werden kann, und zutreffenden Falles zu untersuchen, ob sowohl die aerobe als auch die anaerobe Athmungsthätigkeit sistirt wird.

Eine Benachtheiligung des Gedeihens und somit auch der Athmung wird unvermeidlich durch eine zu weit gehende Anhäufung der Athmungs- und Gährproducte erzielt (§ 77, 78). Die höheren Pflanzen werden im allgemeinen in einer Luft mit 4—15 Proc. CO_2 geschädigt (§ 57), und bei höherem Gehalte macht sich auch ein hemmender Einfluss auf viele Schimmelpilze und Bacterien bemerklich[7]). Dagegen sind Sprosspilze und solche Bacterien viel resistenter,

1) Maquenne, Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 100.

2) Zuerst beobachtet von H. Schulz (Botan. Ztg. 1888, p. 610). Weitere Lit. bei Lintner, Handb. d. landw. Gewerbe 1893, p. 238; Effront, Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 254 etc. Ueber Anpassungen an Gifte vgl. auch Sorel, ebenda 1894, Bd. 118; Dieudonné, Biol. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 109.

3) Elfving, Oefversigt af Finska Vetensk. Soc. Forh. 1886, Bd. 28.

4) Laurén, Bot. Jahresb. 1892, p. 92. — Keinen Einfluss fanden Detmer, Landw. Jahrbüch. 1882, Bd. 11, p. 227; Bonnier et Mangin, Annal. d. scienc. naturell. 1886, VII. sér., Bd. 3, p. 16.

5) Johannsen, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 68, p. 337.

6) Cl. Bernard, Leçons s. l. phénom. d. l. vie 1879, Bd. I, p. 276.

7) Fränkel, Zeitschr. f. Hygiene 1889, Bd. 5, p. 332; Frankland, ebenda 1890 Bd. 6, p. 13. — Weitere Lit. bei Lopriore, Jahrbuch f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 531; Flügge, Mikroorganismen 1896, III. Aufl., Bd. I, p. 445.

die normaler Weise in einem mit Kohlensäure übersättigten Medium leben. In geschlossenen Gefässen vermag die Hefe den Kohlensäuredruck sogar selbstthätig bis zu 25 Atm. zu steigern[1]), und ähnliche Befähigungen besitzen offenbar diejenigen Bacterien, die Conservenbüchsen durch ihre Gährthätigkeit zum Explodiren bringen. Selbst bei einer Compression der CO_2 auf ca. 50 Atmosphären blieben in den Versuchen von Sabrazès und Bazin[2]) verschiedene Bacterien Tage lang am Leben, während d'Arsonval[3]) unter solchen Verhältnissen ein Absterben beobachtete. Alle diese Hemmungen sind zunächst durch die Herabstimmung und Aufhebung der Thätigkeit des Organismus veranlasst, denn bei Fortdauer der physiologischen Thätigkeit würde aller Voraussicht nach ein viel höherer Druck nöthig sein, um die fernere Entbindung der Kohlensäure zu verhindern.

Ueber die hemmende Wirkung der anderen Gährproducte wurde schon einiges mitgetheilt und dabei erwähnt, dass die Sprosspilze verhältnissmässig viel Alkohol, Schimmelpilze und Essigbacterien viel freie Säure vertragen, während u. a. schon eine geringe Anhäufung der freien Säure, also des eigenen Productes, die Milch- und Buttersäurebacterien lahm legt (§ 103, 92, 86).

Einfluss des Wassergehaltes[4]). Völlig trockene Samen (Detmer), Moose, Flechten (Jumelle, Bastit, Jönsson) athmen nicht, doch beginnt schon bei mässigem Wassergehalt die Athmungsthätigkeit, die bei weiterer Zufuhr von Wasser schnell ansteigt. Andererseits übt eine Ueberfüllung mit Wasser durch Injection der Spaltöffnungen, Intercellularen u. s. w. einen hemmenden Einfluss aus. Dem entsprechend wurde von Kreusler für Blätter, von Aubert für Crassulaceen, von Jumelle für Flechten die ausgiebigste Athmungsthätigkeit beobachtet, wenn sich die Pflanzen im normalen turgescenten Zustand befanden.

Verletzungen. Durch Bildung von Callus, Wundkork u. s. w. wird eine Reaction auf Verletzungen angezeigt, die auch allgemein eine gewisse und z. Th. eine sehr ansehnliche Steigerung der Athmungsthätigkeit veranlasst. Nach vereinzelten Beobachtungen von Böhm[5]) wurde von Stich[6]) die Allgemeinheit dieser Gegenreaction erkannt, die in jüngster Zeit Richards[7]) näher studirte. Besonders energisch reagiren Knollen und andere ruhende Organe. Von einer kleineren Kartoffelsorte gaben z. B. 300 g bei Zimmertemperatur in einer Stunde 1,2 bis 2 mg CO_2 ab. Nach dem Zerschneiden in 4 Stücke wurden in der zweiten

1) Melsens, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 632. — Nach Lechartier u. Bellamy ebenda Bd. 75, p. 1203) und de Luca (ebenda 1876, Bd. 83, p. 512) sollen Früchte durch intramoleculare Athmung einen Kohlensäuredruck bis zu 3 Atmosphären erzeugen, doch dürfte zu prüfen sein, ob dieser Erfolg nicht durch Mithilfe von Mikroorganismen erzielt wurde.

2) Sabrazès u. Bazin, Koch's Jahresber. f. 1893, p. 84.

3) d'Arsonval, Compt. rend. 1891, Bd. 112, p. 667.

4) Detmer, Landw. Jahrb. 1882, Bd. 11, p. 229; Kreusler, ebenda 1885, Bd. 15, p. 951; 1887, Bd. 16, p. 748; Bastit, Rev. général. d. Bot. 1891, Bd. 3, p. 476; Aubert, ebenda 1892, Bd. 4, p. 379; Jumelle, ebenda 1892, Bd. 4, p. 169; Lund, ebenda 1894, Bd. 6, p. 353; Jönsson, Compt. rend. 1894, Bd. 109, p. 441.

5) Böhm, Bot. Ztg. 1887, p. 686.

6) Stich, Flora 1891, p. 15.

7) Richards, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 531. — Eine vorläufige Mittheilung von mir im Bericht d. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1896, p. 364.

Stunde 9, in der 5. Stunde 14,4, in der 9. Stunde 16,8, in der 28. Stunde 18,6, nach 51 Stunden 13,6, nach 4 Tagen 3,2, nach 6 Tagen 1,6 mg CO_2 ausgegeben. Ebenso handelt es sich in anderen Fällen um eine transitorische Reaction, deren Maximum aber z. B. in Blättern häufig schon nach einigen Stunden eintritt und vielfach, trotz zahlreicher Einschnitte, nicht einmal eine Verdoppelung der Kohlensäureproduction herbeiführt.

Diese traumatische Reizung breitet sich von der Wunde auf eine gewisse Strecke aus, und der Totaleffect wird demgemäss mit der Ausdehnung der Verwundung gesteigert. Die Kohlensäureproduction erfährt also eine ansehnlichere Vermehrung, wenn eine Kartoffel, ein Blatt u. s. w. in eine grössere Zahl von Stücken zerlegt wird. Ausserdem lässt sich aus der Ausbreitung der von Richards verfolgten Temperaturerhöhung, die durch die vermehrte Athmung verursacht wird, auf die Ausdehnung der respiratorischen Wundreaction schliessen (Bd. II). Nach den thermoelektrischen Messungen ist bei der Kartoffel die Temperatursteigerung ca. 2 cm von der Wundfläche entfernt im Ausklingen. Dagegen ist bei der Zwiebel von Allium cepa in solcher Entfernung von der Schnittfläche die Temperaturerhöhung nur etwas abgeschwächt, und auch andere Thatsachen lehren, dass sich die Wundreaction über die ganze Zwiebel ausbreitet. (Ueber die hiermit in Verbindung stehende Steigerung der Plasmaströmung vgl. Bd. II.)

Naturgemäss tritt in aeroben Pflanzen bei Mangel von Sauerstoff die Wundreaction nicht ein. Ist dieselbe aber in Gang gebracht, so ergiebt sich nach Entziehung des Sauerstoffs eine Steigerung der intramolecularen Athmung. Völlig verständlich ist es ferner, dass trotz der primären Wundreaction nach einiger Zeit ein Abfall der Kohlensäureproduction eintritt, wenn z. B. die Lebensthätigkeit in den separirten (und verletzten) Theilen deprimirt wird. Offenbar erklärt sich so das Nachlassen der Athmung, das Ad. Mayer und Wolkoff[1]) an isolirten Theilen von Keimpflanzen, Borodin[2]) an abgeschnittenen Zweigen beobachteten. Andererseits kann die Athmung eine permanente Erhöhung erfahren, wenn die Verletzungen u. a. durch Neubildung von Wurzeln oder durch Austreiben von Knospen eine bleibende Steigerung der Thätigkeit veranlassen. Da überhaupt durch die verschiedensten Eingriffe als Gegenreaction eine Beschleunigung der Athmung hervorgerufen wird, so ist ein solcher Erfolg u. a. auch bei einer Infection mit Pilzen zu erwarten, und nach Böhm[3]) steigt in der That die Athmung in der von Phytophthora befallenen Kartoffel.

§ 105. Ausblick auf die Bedeutung der Athmung.

Der Stoffwechsel, insbesondere der Betriebsstoffwechsel hat nicht nur für die Herstellung der nöthigen Baustoffe, sondern auch in dem wachsenden, sowie in dem ausgewachsenen Protoplasten unablässig für die Herstellung und die Er-

1) Ad. Mayer u. Wolkoff, Landw. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 501, 523.

2) Borodin, Botan. Jahresb. 1876, p. 922. — Eine Abnahme der Athmung nach dem Abtrennen der Kartoffelknolle von der Mutterpflanze beobachtete Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1885, p. 857.

3) Böhm, Verhdlg. d. zool. botan. Ges. in Wien 1892, Bd. 42, p. 47.

haltung der Lebensbedingungen und der lebendigen Thätigkeit zu sorgen (§ 77. 94). Diese ist ohne Betriebsstoffwechsel unmöglich und undenkbar. Somit ist die auf die besagten Ziele berechnete aerobe und anaerobe Athmungsthätigkeit die erste und vornehmste Bedingung für alle lebendige Thätigkeit, auch für alle diejenigen Leistungen, die nur den lebendigen Organismus mit seinen Einrichtungen und Fähigkeiten voraussetzen, die also nicht direct durch die Athmung betrieben werden. In solche Partialfunctionen, die mit den geschaffenen und gegebenen Stoffen und Mitteln vollbracht werden, ist aber im allgemeinen leichter eine Einsicht zu gewinnen, als in die fundamentalen Bedingungen und Vorgänge des Lebens und der lebendigen Thätigkeit, die im wechselseitigen Bunde mit der aeroben oder anaeroben Athmung erreicht und betrieben wird. Ob es sich hierbei um eine dauernde Zertrümmerung und Regeneration der Protoplasmaelemente handelt oder ob sich der betreibende Stoffumsatz zwischen den Protoplasmatheilchen vollzieht, das ist noch nicht entschieden (§ 101). Noch weniger vermögen wir daher zu präcisiren, in welcher Weise und mit welchen Mitteln der chemische Umsatz und die in diesem disponibel werdende Energie für die Erreichung und Unterhaltung der unerlässlichen lebendigen Thätigkeit nutzbar gemacht wird, und ob direct in diesen oder in besonderen Processen z. B. die mannigfachen Synthesen, also die chemischen Operationen vollführt werden, in denen ein Product mit höherem Energieinhalt erzeugt wird.

Mit der einfachen Kenntniss der Betriebsenergie ist natürlich nicht deren Verwendung und Nutzbarmachung bestimmt. Der Vergleich des physiologischen Betriebsstoffwechsels mit dem Gewinn von Betriebsenergie durch Verbrennung oder durch Explosion von Pulver oder Dynamit kann und soll auch nur bildlich versinnlichen, dass das Leben sowohl mit, als ohne freien Sauerstoff denkbar und möglich ist (§ 94). In den auf den Betrieb berechneten chemischen Umsetzungen handelt es sich naturgemäss im allgemeinen um Processe, in denen Energie disponibel wird. Dementsprechend ist nicht nur der eigentliche Act der aeroben, sondern auch der anaeroben Athmung mit einer Wärmebildung verknüpft, die in den anaeroben Gährungsvorgängen (mit dem ansehnlichen Umsatz) recht erheblich ausfällt[1]). Jedoch ist diese Wärmebildung offenbar nicht Selbstzweck, sondern die unvermeidliche Begleiterscheinung der, anderen Zielen dienenden chemischen Processe. Denn die Pflanzen arbeiten im allgemeinen nicht für eine Erhöhung der Körpertemperatur, sondern dieselbe steigt und fällt vielmehr mit der Temperatur der Umgebung. Die Befähigung, eine sehr weitgehende Schwankung der Körpertemperatur zu ertragen, haben die Pflanzen gegenüber den warmblütigen Thieren voraus, die in der Regulation der Körpertemperatur eine besondere Eigenschaft ausgebildet haben. Bei günstigen Verhältnissen ist aber die Sauerstoffathmung und mit dieser die Wärmeproduction für die Gewichtseinheit in manchen Pflanzen sogar ansehnlicher als in höheren Thieren. Jedoch bewirkt die verhältnissmässige Grösse der ausstrahlenden Oberfläche, dass sich die Körperwärme eines energisch athmenden Schimmelpilzes, selbst bei Verhinderung der Transspiration, nur sehr wenig über die Temperatur der Umgebung erhebt (vgl. § 95 und Kap. Wärmebildungen Bd. II).

Für die richtige Beurtheilung der Bedeutung der Athmung ist wohl zu

---

1) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 170 ff.

beachten, dass in der Pflanze sehr ansehnliche Leistungen nicht direct durch die Athmungsenergie (so sei kurz gesagt) vollbracht werden. Das gilt u. a. für die osmotische Energie. Denn die gewaltigen Leistungen, die durch jene bei dem Ueberwinden von Widerständen, bei dem Sprengen von Steinen vollbracht werden, sind so wenig wie die Leistungen einer Maschine durch den Aufwand zu bemessen, den die Construction und die Unterhaltung des lebenden oder todten Apparates erfordert[1]). Während sich solche Aussenwirkungen messen lassen, ist es noch nicht gelungen, den numerischen Werth der Innenleistungen genügend zu präcisiren. Zudem ist es noch unbekannt, inwieweit z. B. die Innenleistung im Protoplasma direct oder doch unmittelbarer durch den Umsatz chemischer Energie[2]) oder durch andere Energiemittel ausgeführt werden. Indess wenn, mit mechanischem Maasse gemessen, auch nur ein kleiner Bruchtheil dieser Leistungen direct der Athmungsenergie zufällt, ja wenn diese im wesentlichen nur vorbereitend, vermittelnd und auslösend wirken sollte, so bleibt die Athmungsthätigkeit doch in dem besagten Sinne die erste und vornehmste Bedingung für den Betrieb oder mindestens für die Ermöglichung des Lebens.

Jedenfalls lehrt schon die Erwärmung, dass direct nur ein Theil und zumeist wohl nur ein kleiner Theil der im Athmungsprocess actuell werdenden Energie in mechanische, chemische u. s. w. Arbeit umgesetzt wird. Ja nach den Studien von Rodewald[3]) scheint unter Umständen fast die Gesammtmenge der frei werdenden chemischen Energie in Wärme transformirt zu werden. Eine genaue Bilanz stösst indess auf viele Schwierigkeiten, denn wenn die gemessene Wärmemenge hinter der nach der Athmungsthätigkeit zu erwartenden Production zurückbleibt, so folgt daraus noch nicht ein directer Umsatz der chemischen Energie in Arbeit. Denn durch den Wärmeconsum in der Transspiration wird die Pflanze leicht sogar kühler als die Luft, und wenn in einer osmotischen Leistung Wärme in Arbeit umgesetzt wird, so liegt darin keine directe Arbeitsleistung der Athmung vor, vielmehr ein (endothermischer) Process, der ebenso ohne Benutzung der in der Athmung entstandenen Wärme verlaufen würde.

Zweifellos wird von der Athmungsenergie je nach den Objecten und den obwaltenden Verhältnissen ein ungleicher Bruchtheil in Arbeit umgesetzt. Diese steht keineswegs in einem proportionalen Verhältniss zur Athmung, die z. B. mit der Erhöhung der Temperatur dauernd ansteigt, während Wachsthums- und Bewegungsvorgänge nach Ueberschreitung des Optimums abnehmen. Wenn ferner durch Aetherisiren die Plasmaströmung sistirt wird, so hört damit diejenige Arbeitsleistung auf, welche die nicht abfallende Athmung in diesen Vorgängen zu vollziehen hatte. Damit ist wohl verträglich, dass vielfach, aber doch nicht immer schnelles Wachsen mit höherer Athmungsthätigkeit zusammenfällt (§ 95). Jedoch ist es nicht zweifelhaft, dass die Pflanzen in ungleichem Maasse zu ökonomischem Arbeiten befähigt sind. Zudem kann sehr wohl ein in Bezug auf den

1) Vgl. Pfeffer, l. c. u. Bd. II dieses Buches.

2) Hinsichtlich des Umsatzes chemischer Energie in Arbeit vgl. Pfeffer, l. c., p. 177.

3) Rodewald, Jahrb. für wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 291, und 1887, Bd. 18, p. 342. Vgl. Pfeffer, l. c., p. 201, u. Kap. Wärmebildung in Bd. II dieses Buches. — Bouffard, (Compt. rend. 1895, Bd. 121, p. 536), fand in der Alkoholgährung bei dem Umsatz von 180 g Zucker eine Wärmebildung von 23,5 cal. anstatt der berechneten 32,1 cal. Übrigens muss dahin gestellt bleiben, inwieweit dieses Deficit durch andere Factoren verursacht wurde.

Betriebsstoffwechsel übermässig erscheinender Umsatz für die Oekologie des Organismus und für dessen Function im Naturhaushalt von wesentlicher Bedeutung sein. Das mag auch für die Gährungen gelten (§ 103), in welchen, im Vergleich zu anderen Anaeroben, sehr viel Material und Energie umgesetzt wird. Allerdings ist unbekannt, inwieweit die Wärmebildung im Betriebsstoffwechsel anderer Anaeroben zurücktritt und ob diese Organismen sich im Betriebsstoffwechsel einer besonderen Sparsamkeit befleissigen. Denn aus der sehr ansehnlichen Reduction der Wärmebildung, die in obligaten Aeroben mit Entziehung des Sauerstoffs eintritt, ist schon desshalb nichts Sicheres zu folgern, weil in diesen Pflanzen die intramoleculare Athmung zum vollen Betriebe nicht ausreicht. Für den gleichen Energiegewinn muss aber natürlich von derselben Substanz in dem anaeroben Stoffwechsel ein grösseres Quantum, als bei der totalen Verbrennung umgesetzt werden.

Der chemische Energieinhalt ist überhaupt nicht schlechthin für die Bedeutung eines Körpers als Nährstoff (§ 66) und als Athmungsmaterial entscheidend. Denn als solches sind nicht alle und in manchen Pflanzen nur ganz bestimmte Stoffe (H_2S u. s. w.) verwendbar. Zudem werden in thätigen Pflanzen vermuthlich auch Körper verbrannt, die für sich allein zur Erhaltung des Betriebes nicht ausreichen. Eine vollwerthige isodynamische Vertretung ist also sicher nicht allgemein möglich. Jedoch kann eine solche desshalb annähernd für die wirklichen Nährstoffe besonders in höheren Thieren zutreffen, in welchen der auf die Wärmeproduction berechnete Stoffumsatz gewaltig in den Vordergrund tritt[1]).

Die Unzulänglichkeit der Betriebs- und Lebensbedingungen führt sehr gewöhnlich zunächst zum Stillstand von einzelnen auffälligen Functionen (Wachsthum, Bewegungen u. s. w.) und erst bei Fortdauer der ungünstigen Verhältnisse endlich zum Tode des nach Thätigkeit strebenden Organismus. Ein solcher Erfolg wird sowohl durch Chloroform, als auch durch zu hohe Temperatur, durch zu grosse Dichte des freien Sauerstoffs u. s. w., und bei den Aeroben durch den Mangel des Sauerstoffs herbeigeführt. Nach Ausschluss des Sauerstoffs ist die intramoleculare Athmung ein fortdauerndes Symptom der lebendigen Thätigkeit (§ 99), und so lange als diese bleiben alle diejenigen Actionen und Eigenschaften erhalten, die mit der Lebensfähigkeit untrennbar verknüpft sind. Dahin zählen die physikalischen und plastischen Eigenschaften des lebensfähigen Protoplasten, vermöge derer die mechanische Deformirbarkeit[2]) des Protoplasmas, sowie die osmotischen Befähigungen, also Turgor, diosmotischer Austausch und Speicherung conservirt bleiben[3]). Ebenso dauern nach Entziehung des Sauerstoffs alle Wirkungen fort, welche durch ein Enzym, überhaupt durch die zuvor producirten Körper ohne Mithilfe der Lebensthätigkeit vollbracht werden.

Dagegen kommen nach Entziehung des freien Sauerstoffs eine Anzahl derjenigen Thätigkeiten zum Stillstand, die nicht dauernd betrieben werden müssen. So pflegen bei den typischen Aeroben mit dem Mangel des Sauerstoffs Wachs-

1) Vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 258.

2) Die Deformation durch Inductionsschläge verfolgte zuerst Kühne, Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 106. Vgl. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 627.

3) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 284; Osmotische Unters. 1877, p. 138. — Vgl. Kap. IV.

thum, ferner die mit und ohne Wachsthum sich vollziehenden Bewegungen, sowie die Protoplasmaströmung schnell eingestellt zu werden. Ebenso verhalten sich bei entsprechender Ernährung die facultativ temporären und permanenten Anaeroben, die man je nach der Qualität der Nahrung veranlassen kann, die genannten Functionen ohne freien Sauerstoff während sehr kurzer oder längerer Zeit oder auch permanent fortzusetzen. Somit bieten diese Organismen alle Abstufungen zu den typischen Aeroben, unter denen es wiederum Repräsentanten giebt, in welchen einzelne Wachsthums- und Bewegungsvorgänge die vollständige Sauerstoffentziehung eine gewisse Zeit überdauern. So klingt in einzelnen obligat aeroben Bacterien die sich verlangsamende Schwärmbewegung erst nach 5—60 Minuten aus. Ferner lässt sich nach Correns[1]) in den Tentakeln von Drosera nach Entzug des Sauerstoffs eine mechanische oder chemische Reizung auslösen und nach Demoor[2]) wird eine begonnene Kerntheilung bei Ausschluss des freien Sauerstoffs bis zu einem gewissen Grade fortgesetzt. Auch erhält sich im sauerstofffreien Raume während längerer Zeit die Zuckungsfähigkeit des thierischen Muskels[3]) und ein stundenlanger Entzug des Sauerstoffs raubt vielen Chlorophyllkörnern nicht die Fähigkeit, bei Wiederzutritt des Lichtes sofort die Kohlensäurezersetzung aufzunehmen (§ 58).

Eine volle Beseitigung des Sauerstoffs aus der Pflanze erfordert eine gewisse Zeit und desshalb ist es bei schneller Sistirung einer Function schwer zu sagen, ob die fragliche Thätigkeit den völligen Sauerstoffmangel ein wenig überdauerte. Sicherlich ist das öfters der Fall. Vielleicht vermögen z. B. die Keimpflanzen von Helianthus annuus eine kurze Zeit ohne freien Sauerstoff zu wachsen. Wenigstens thun sie das nach Wieler[4]) in merklicher Weise in einer Luft, die höchstens noch 0,0003 Volproc. O_2 enthält, in der also die intramoleculare Athmung neben der auf ein Minimum, vielleicht auch ganz reducirten Sauerstoffathmung thätig ist. Unter diesen Bedingungen, ja vielfach schon dann, wenn der Sauerstoffgehalt auf 0,5 Proc. sinkt, ist in anderen Keimpflanzen eine Wachsthumsbewegung nicht mehr zu bemerken. Solange eine solche vorhanden war, kam in den Versuchen von Correns (l. c.) im allgemeinen auch eine geotropische Krümmung zu Stande, während die heliotropische Reaction schon bei grösserer Sauerstoffdichte (in den Keimlingen von Helianthus bei 1 Proc., in denen von Sinapis schon bei 6 Proc. Sauerstoff) sistirt zu werden pflegt. Ebenso wird die Protoplasmaströmung z. Th. schon bei minimaler, z. Th. erst bei etwas höherer Sauerstoffpressung eingestellt[5]) und vielleicht wird in Chara die Strömung noch eine gewisse Zeit nach voller Beseitigung des Sauerstoffs fortgesetzt[6]).

Da eine Sistirung solcher Bewegungen auch durch Chloroform, hohe Temperatur u. s. w. bei voller Fortdauer, oder sogar trotz der Steigerung der Athmung eintritt, so folgt aus dem Stillstand mit Entziehung des Sauerstoffs keineswegs,

---

1) Correns, Flora 1892. p. 144.
2) Demoor, Contribut. à l'étud. d. l. physiol. d. l. cellule 1894, p. 76. (Separat. a. d. Archiv. d. Biolog. Bd. 13). Vgl. § 9.
3) Pflüger, Archiv f. Physiol. 1875, Bd. 10, p. 324.
4) Wieler, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1883, d. I, p. 200, 223.
5) Clark, Bericht d. bot. Ges. 1888, p. 273.
6) Vgl. Farmer, Annals of Botany 1896, Bd. X, p. 288; Lopriore, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 576.

dass die Betriebsenergie direct durch die Sauerstoffathmung geliefert wird. Das kann ohnehin bei einer gewissen anaerobiotischen Fortdauer einer Function nicht zutreffen. Aber auch in diesem Falle ist zu entscheiden, ob etwa die intramoleculare Athmung unmittelbar die Betriebskraft liefert oder ob diese nicht direct aus der anaeroben Athmung stammt[1]).

Eine andere Möglichkeit, eine begrenzte Fortdauer der normalen Athmung mit Hilfe von locker gebundenem Sauerstoff, ist bei gewissen Farbstoffbacterien realisirt (§ 101), bei bestimmten anderen Pflanzen aber ausgeschlossen. Denn der schnelle Stillstand solcher Protoplasmabewegungen (auch von Bacterienbewegungen), die bei einer minimalen Sauerstoffzufuhr stunden- und tagelang fortdauern, ist ein unmittelbarer Beweis für das Fehlen von locker gebundenem Sauerstoff, dessen Fehlen ebenfalls durch die Constanz der sofort mit der Sauerstoffentziehung einsetzenden intramolecularen Athmung angezeigt wird. Auch würden die facultativen Anaeroben nach Entziehung des Sauerstoffs ihr Leben mit einem jeden der zu aerobem Leben geeigneten Stoffe fortsetzen können, wenn sie während des Luftgenusses ein Quantum des freien Sauerstoffs in lockere Bindung überführten oder die Sauerstoffathmung mit Hilfe von fester gebundenem Sauerstoff in der bisherigen Weise fortsetzten. Bei Berücksichtigung der Gesammtheit der Bindeglieder und Abstufungen ist es übrigens völlig begreiflich, dass in den obligaten Aeroben einzelne Partialfunctionen mit der Ausschaltung der Sauerstoffathmung nicht sogleich zum Stillstand kommen. Desshalb nöthigt auch das begrenzte anaerobe Fortdauern des Leuchtens einiger Bacterien nicht dazu, mit Beyerinck[2]) eine besondere Sauerstoffreserve anzunehmen. Wenn aber in einer Flüssigkeit, die durch das reducirte Indigoweiss als sauerstofffrei charakterisirt ist, bei Luftzutritt das Leuchten früher bemerklich wird, als die Blaufärbung, so lehrt das, dass sich zunächst die Bacterien, sei es direct oder durch die Vermittlung des Indigos, der hinzutretenden Sauerstofftheile bemächtigen.

Historisches. Nachdem schon Malpighi die Unentbehrlichkeit der Luft für das Keimen der Samen erkannt hatte, wurde durch Senebier, Saussure u. a. die Abhängigkeit des Wachsens vom Sauerstoff festgestellt. Die zulässigen unteren Grenzen der Sauerstoffpressung wurden dann näher von Bert[3]) und von Wieler[4]) ermittelt. (Wir haben nur die aeroben Pflanzen im Auge. Ueber Anaerobe vgl. § 98). Seit Dutrochet[5]) war auch die Nothwendigkeit des Sauerstoffs für Bewegungsvorgänge der aeroben Pflanzen bekannt und einzelne widersprechende Resultate in den Untersuchungen von Kabsch[6]) finden in einer unvollständigen Entfernung des Sauerstoffs ihre Erklärung. Es

1) In der Annahme Palladin's (Bericht d. bot. Ges. 1886, p. 322), die Athmung wirke nur durch die Production von Turgorstoffen, ist schon die Voraussetzung unrichtig, dass das Wachsthum nur von der Turgorhöhe abhänge. (Vgl. Bd. II.) Zudem sinkt der Turgor nach der Sauerstoffentziehung zunächst nicht.

2) Beyerinck, Archiv. Nérlandaises 1889. Bd. 23, p. 420.

3) Bert, La pression barometrique 1878; Compt. rend. 1873, Bd. 76, p. 443, 1276 etc.

4) Wieler, l. c., p. 189. Die übrige Lit. ist hier zu finden.

5) Dutrochet, Mémoir. p. servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux, Brüssel 1837, p. 186, 259.

6) Kabsch, Bot. Ztg. 1862, p. 341.

ergiebt sich dieses aus den Studien von Correns[1]), in welchen zugleich die begrenzte anaerobiotische Fortdauer einer einzelnen Bewegung aufgefunden und die specifische Differenz der Sauerstoffgrenzen für die verschiedenen Bewegungsvorgänge einer Pflanze näher untersucht wurde. Für die Plasmaströmungen geschah dieses durch Clark[2]), nachdem die Nothwendigkeit des Sauerstoffs besonders durch Kühne[3]) sichergestellt worden war.

Mit dem allmählichen Ausklingen einer Thätigkeit ist im allgemeinen angezeigt, dass dieselbe unter diesen Bedingungen nicht erweckt werden kann. Dementsprechend sah z. B. Bert (l. c.) das Keimen in einer verdünnten Luft unterbleiben, in welcher das begonnene Wachsthum fortgesetzt wurde. Sobald aber dieses, überhaupt die Thätigkeit, allmählich verlangsamt wird, muss mit der Zeit eine Benachtheiligung eintreten. In der That vermögen Pflanzen nicht bei einem Sauerstoffgehalt üppig zu gedeihen, in welchem sie zunächst vielleicht sogar eine Beschleunigung des Wachsthums erfahren[4]). Auf die optimale Sauerstoffpressung für Wachsthum und Gedeihen u. s. w. kommen wir bei Behandlung der Wachsthumsbedingungen in Bd. II zu sprechen. Vgl. übrigens auch § 100.

Kapitel X.

Stoffwanderung.

§ 106. Wanderung der organischen Nährstoffe.

Die Nothwendigkeit ausgedehnter und mannigfacher Stoffwanderungsvorgänge ergiebt sich ohne weiteres aus der Erwägung, dass sich die Verbrauchsorte der Nährstoffe häufig in einiger oder auch in sehr grosser Entfernung von den Aufnahme- oder Productionsstätten befinden. So müssen die aus dem Boden aufgenommenen Aschenbestandtheile den weiten Weg von der Wurzel bis zur Krone des Baumes zurücklegen. Dagegen wandern die Producte der Kohlensäureassimilation in umgekehrter Richtung von den Blättern zu den Wurzeln, die auf diese Weise mit organischer Nahrung versorgt werden. Eine zureichende Fortbewegung der aufgenommenen Nahrung ist ebenso in einem jeden aus dem Substrate hervorragender Pilzfaden nothwendig, mag dieser eine Zellkette oder ein einzelliger Mucor sein. Ueberhaupt ist mit dem Stoffwechsel in jeder einzelnen Zelle, in jedem einzelligen Organismus die Aufnahme und Ausgabe von Nährstoffen und Stoffwechselproducten, sowie die Stoffbewegung im Inneren unzertrennlich verknüpft.

1) Correns, Flora 1892, p. 87.
2) Clark, l. c. 1888.
3) Kühne, Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88, 104.
4) Vgl. Wieler, l. c.; Lucas, Bot. Centralbl. 1886, Bd. 28, p. 298; Jaccard, Rev. général. d. Botan. 1893, Bd. 5, p. 289.

Im näheren wird es sich also darum handeln, von Fall zu Fall die Wanderungsbahnen, die Natur der wandernden Stoffe, sowie die Ursachen und die Mittel und Wege zu kennzeichnen, durch welche die Fortbewegung veranlasst, ermöglicht, ausgeführt und regulirt wird. Die maassgebenden Factoren und Fundamente sind aber bereits in Kap. IV (vgl. auch § 93) bei Besprechung des Stoffaustausches und der mit diesem verknüpften Stoffbewegung behandelt und es bedarf in der That nur der gleichzeitigen Berücksichtigung der besonderen Eigenschaften, Bauverhältnisse und Thätigkeiten, um ein causales Verständniss der mannigfachen Stoffwanderungsvorgänge zu ermöglichen oder doch anzubahnen. Aus Kap. IV ergiebt sich auch, wie und warum mit dem Mobilisiren und Wandern vielfach Stoffumwandlungen verknüpft sind, die bereits unter Bezugnahme auf ihre Bedeutung im Kap. VIII besprochen wurden. Bei dieser Gelegenheit ist schon hervorgehoben, wie und warum die Stoffwanderung allgemein durch das Bedürfniss, durch den Verbrauch und durch die Anhäufung regulirt wird. Dieserhalb erfahren die Wanderungsvorgänge durch äussere Eingriffe, sowie durch den normalen Entwickelungsgang mehr oder minder weitgehende Modificationen. So häufen sich zu gewissen Zeiten Reservestoffe an, die fernerhin mobilisirt und zu den Verbrauchsorten geführt werden und die durch künstliche Herstellung von Verbrauchsorten frühzeitig zur Entleerung gebracht werden können. Bei solcher Beherrschung durch den Verbrauch ist es selbstverständlich, dass bei einseitigem Mangel von Kalium (oder von Kohlenhydraten u. s. w.) allein oder vorwiegend dieser Stoff aufgenommen und in Wanderung gesetzt wird. In diesen und anderen Fällen bewegen sich sehr gewöhnlich in derselben Bahn verschiedene Körper in gerade entgegengesetzter Richtung, ja dieses ist geradezu in jeder einzelnen Zelle die Regel, da dieselbe Kohlensäure oder auch andere Stoffe secernirt, während sie Nährstoffe und Sauerstoff aufnimmt.

Fassen wir z. B. eine einjährige Blüthenpflanze in das Auge, so sehen wir bei der Keimung des Samens das Reservematerial zunächst zu der hervorbrechenden Wurzel und mit dem Hervorwachsen des Sprosses auch reichlich zu diesem Organe strömen. Von Anbeginn ab werden Wasser und Sauerstoff, fernerhin, sofern sie zur Verfügung stehen, auch Aschenbestandtheile von Aussen aufgenommen und in der Pflanze fortgeleitet und diese Zufuhr wird weiterhin zu einer unerlässlichen Bedingung für die normale Entwickelung. Mit der Ausbildung der grünen Blätter beginnt in diesen die photosynthetische Production organischer Substanz, die zunächst in Verband mit dem Rest der Reservestoffe, späterhin allein die nothwendige organische Nahrung liefert. Wachsthum und Neubildung von Stengeln, Blättern, Wurzeln treten fernerhin allmählich zurück, während zugleich die Ausbildung der Frucht, mit dieser die Aufspeicherung von Reservestoffen im Samen grössere Stoffmengen in Anspruch nimmt. Die auf dieses Ziel berechnete Stoffwanderung tritt zuletzt mehr und mehr in den Vordergrund, während die Kohlensäureassimilation allmählich abnimmt und mit dem Absterben der chlorophyllführenden Organe endlich erlischt. Hand in Hand mit den organischen Stoffen werden in die Frucht auch reichlich die Aschenbestandtheile befördert, deren absolute Menge in der Pflanze zuletzt nur wenig zunimmt, nachdem die lebhafteste Aufnahme zuvor, etwa in der Zeit des lebhaftesten Wachsens stattgefunden hatte.

Bei perennirenden Gewächsen wird gleichzeitig eine ansehnliche Menge der

organischen Stoffe zur Anhäufung von Reservematerial in die ausdauernden Theile gelenkt, sowohl dann, wenn (bei Stauden) nur Wurzeln und Rhizome, als auch dann (Holzpflanzen), wenn der bleibende oberirdische Stamm Reservestoffe ablagert. In diesem Stamme wandert im Frühjahr ein Theil des Reservematerials in umgekehrter Richtung zu den austreibenden Knospen. Aber auch in den Trieben, die bei den Stauden aus dem Boden hervorbrechen, findet eine aufwärts gerichtete Stoffwanderung statt.

Während in einem Pilzfaden (Penicillium u. s. w.) Wasser und gelöste Stoffe nur auf einer bestimmten Bahn befördert werden können, ist mit der Gewebedifferenzirung eine mehr oder weniger weitgehende Arbeitstheilung verknüpft, und zwar ist in einem analogen Sinne wie das Xylem mit der Wasserbewegung (§ 34) das Phloem mit dem Transport der plastischen Stoffe betraut. In dem Phloem ist eben (analog wie im Xylem) ein besonders gut leitendes Gewebe ausgebildet. Wo es sich um die ausgiebige Zufuhr zu entfernteren Orten handelt, kommt desshalb unter Umständen das Phloem nahezu allein als Leitbahn in Betracht, da in Rindenparenchym, Mark u. s. w. die Beförderung zu langsam von statten geht. Diese Gewebe werden dann (analog wie von dem Xylem aus mit Wasser) von dem Phloem aus mit den plastischen Stoffen versorgt, die an den Bildungs- oder Speicherungsstätten in die befördernden Leitbahnen übertreten. Auf diese Weise sind zum Zwecke der Aufnahme und Versorgung nur kürzere Strecken in den Parenchymen u. s. w. zu durchlaufen, die genügend leiten, um solchen Anforderungen zu genügen und um auf mässige Entfernungen den Transport von plastischen Stoffen u. s. w. zu vermitteln. Mit den Gefässbündeln ist also ein System geschaffen, das die Leitbahnen für Wasser und für Nährstoffe umschliesst und das durch Communication und Verzweigung den Transport dieser Stoffe in alle, auch in die entfernt liegenden Theile der Pflanze ermöglicht.

Eine absolute Arbeitstheilung soll und kann nie erreicht werden, da nothwendiger Weise jede lebensthätige Zelle, jedes Gewebe zur Aufnahme und Ausgabe, also auch zur Fortleitung von Nährstoffen und Stoffwechselproducten (ebenso von Wasser) befähigt sein muss. Uebrigens werden auch die Wasserbahnen bis zu einem gewissen Grade zur Beförderung nutzbar gemacht. Denn mit dem Wasserstrom werden die aus dem Boden aufgenommenen Aschenbestandtheile u. s. w. in der Pflanze vertheilt und bis in die Krone des Baumes geführt (§ 22, 35, 38). Auf gleiche Weise werden ferner Zucker und andere Nährstoffe befördert, sofern sie aus dem Nährstoffvorrath in der Wurzel, im Stamme, in Knollen, in die wasserleitenden Elemente übertreten. In der That dürften in denjenigen Pflanzen, deren Blutungssaft, wie bei der Birke, reich an Zucker u. s. w. ist (§ 43), auf diesem Wege plastische Stoffe unter Umständen in ansehnlicher Menge befördert werden. Das kann aber nicht der Fall sein, wenn, wie z. B. bei dem Weinstock, organische Körper in dem Blutungssaft und in den Wasserbahnen fast gänzlich fehlen. Auch in den krautigen Pflanzen scheint der Regel nach die Wasserbahn nur in untergeordneter Weise für den Transport von organischer Nahrung benutzt zu werden (§ 109). Die Wasserbahn ist ohnehin nur für eine einseitige Beförderung geeignet, denn durch das mechanische Mitreissen wird eine Wanderung gelöster Stoffe entgegen dem Wasserstrom fast unmöglich gemacht. Desshalb war eine Arbeitstheilung, eine Ausbildung von besonderen Leitbahnen, für die allseitige Verbreitung von Nährstoffen eine Nothwendigkeit.

Die stoffleitenden Elemente des Phloems sind aber, ebenso wie das Grundgewebe, nicht bei der ausgiebigen Wasserbeförderung in der Pflanze betheiligt.

Mit obiger Interpretation stehen alle Erfahrungen in gutem Einklang und augenscheinlich vermag das Phloem nicht nur Proteinstoffe, sondern auch die übrigen plastischen Körper in bevorzugter Weise zu leiten. Denn wenn an Holzpflanzen die Rinde soweit beseitigt ist, dass fast nur Phloem als Verbindungsbahn zur Verfügung steht, werden dennoch die Kohlenhydrate u. s. w. wie bisher auf grosse Strecken befördert[1]). Auch sind in den lebendigen Elementen des Phloems und insbesondere in den Siebröhren während der Translocationsthätigkeit ausser Eiweissstoffen Kohlenhydrate, Fette, Amide, Phosphate reichlich vorhanden. Ferner sind die Resultate der Ringelungen mit solcher generellen Thätigkeit des Phloems wohl vereinbar. Nach den Untersuchungen von Czapek[2]) scheint z. B. bei Holzpflanzen das Rindenparenchym nicht einmal befähigt zu sein, die Kohlenhydrate in ausreichender Weise auf eine geringere Strecke zu transportiren.

Eine gewisse Leitfähigkeit geht indess keinem Gewebe ab, und ohne Frage ist auch das Grundgewebe in verschiedenem Grade befähigt und in Anspruch genommen. So werden z. B. in den parenchymatischen Endospermen grosse Mengen von Reservestoffen mit ansehnlicher Schnelligkeit in die Keimpflanze befördert, und in dieser sind vermuthlich auch das Rinden- und z. Th. das Markparenchym bei der weiteren Fortschaffung betheiligt. Das ist umsomehr möglich und wahrscheinlich, als es sich in den Keimlingen um verhältnissmässig kurze Wegstrecken handelt und da bei der ansehnlichen Querschnittsfläche der genannten Gewebe eine mässige Bewegungsschnelligkeit zur Beförderung einer ansehnlichen Stoffmenge ausreicht.

In welchem Maasse aber in dem Rindenparenchym, Mark u. s. w. die plastischen Stoffe transportirt werden oder transportirt werden können, ist für keinen Fall sicher ermittelt. Allerdings findet man sehr gewöhnlich in den Stengeln u. s. w. der Keimlinge, krautiger Triebe etc. während der Entleerung der Reservestoffe (ebenso während der Anhäufung dieser) zwischen dem Ausgangs- und Verbrauchsorte parenchymatische Zellenzüge der Rinde (oder auch des Markes) mit Stärke, Zucker, Oel, Asparagin u. s. w. erfüllt. Indess ist daraus nicht zu entnehmen, ob diese Gewebe als directe Leitbahnen oder als transitorische Speicherungsorte functioniren. Denn eine solche Vertheilung kann auch zu Stande kommen, indem die Gewebe im Dienste des Phloems arbeiten, d. h. für dieses in Zeiten des Ueberflusses Stoffe magaziniren, um dieselben fernerhin an das Phloem zur weiteren Beförderung zurückzugeben. Ein derartiger Austausch spielt sich ja allgemein zwischen den Leitungsbahnen und den Speichergeweben ab. Bei Holzpflanzen werden z. B. die Assimilate der Blätter in dem Phloem bis zur Stammbasis geleitet und hier mit Hilfe der Markstrahlen in transversaler Richtung verbreitet, bezw. wiederum zu dem fortleitenden Phloeme zurückgeführt. In der That spricht der Umstand, dass sich

---

1) Lecomte, Annal. d. scienc. naturell. 1889, VII. sér., Bd. 10, p. 300; Strasburger, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 916.

2) Czapek, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1897, p. 124. (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1897, Bd. 106, Abth. I, p. 155).

in den Leitbahnen (auch der Keimlinge) die zunächst an das Phloem stossenden Parenchyme gewöhnlich zuerst und bei mässigem Andrang fast allein mit wandernden Stoffen füllen, für die angegebene Wechselwirkung mit dem Siebtheil. Diese fordert aber immer eine transversale Wanderung und es ist nicht einzusehen, warum nicht ebenso gut in den parenchymatischen Geweben Stoffe in longitudinaler Richtung, also direct transportirt werden; ja diese Wanderrichtung wird sogar im allgemeinen dann begünstigt sein, wenn die Parenchyme parallel zur Längsachse des Stengels gestreckt sind.

Wahrscheinlich ist also in den Keimpflanzen und vielfach da, wo es sich um mässige Wegstrecken handelt, das Rinden- oder auch das Markparenchym bald in grösserem, bald in geringerem Grade bei dem Transport von allen oder doch von einzelnen Stoffen betheiligt. Ein experimenteller Beleg für solche Bethätigung liegt für die Leitscheide (Nervenparenchym) des Blattes vor, das nach Schimper[1]) für sich allein, d. h. nach Entfernung des Gefässbündels aus dem Blatte von Plantago ausreicht, um die Assimilate des Blattes, wenn auch etwas langsamer, in die Pflanze zu führen.

Jedenfalls wird ein Gewebe nicht schlechthin durch eine Ansammlung von Stärke, Zucker u. s. w., auch nicht durch eine solche, die sich im Zusammenhang mit der Stoffwanderung einstellt, als active Leitbahn gekennzeichnet. Denn eine Anhäufung setzt eine Speicherungsthätigkeit voraus, und bei Fehlen dieser kommt es in einer sehr thätigen Leitbahn vielleicht gar nicht zu der Ansammlung einer nachweisbaren Menge des wandernden Körpers. Bei der verschiedenen Bedeutung und Nutzbarmachung der Speicherung kann es nicht überraschen, dass z. B., entgegen früherer Annahme, die Stärkescheide, wenigstens die Stärkeansammlung in dieser, nicht für Wanderzwecke bestimmt ist[2]).

Die ungleiche Leit- und Speicherungsfähigkeit macht eine gewisse partielle Trennung der plastischen Körper in den Wanderungsbahnen verständlich, die in Keimlingen u. s. w. oft darin zum Ausdruck kommt, dass Stärke, Zucker, Oel u. s. w. reichlich in dem Rindenparenchym (und Mark), die Eisweissstoffe aber vorwiegend in dem Phloem, besonders in den Siebröhren vorhanden sind[3]). Diese mit ihrer offenen Communication sind offenbar besonders geeignet, die schwieriger diosmirenden Proteinstoffe als solche zu befördern. Von diesen ist zumeist eine verhältnissmässig geringere Menge zu spediren, und das mag es ermöglichen, dass die Pflanze mit den besagten Bahnen auskommt. Wenigstens wird Hand in Hand mit der überaus reichlichen Anhäufung von Reserveproteinstoffen in dem Samen der Leguminosen eine ausgedehnte Zertrümmerung durchgeführt und ein grosser Theil der Stickstoffsubstanz wird in Form von Asparagin und anderen Amiden im Vereine mit Zucker, Stärke u. s. w. in dem Grundgewebe gefunden und vermuthlich direct befördert[4]). Diese räumliche Trennung von Wanderstoffen, die an dem Ziele wieder zusammenzutreffen und zusammenzuwirken haben, ist aber nie vollständig und nicht generell nothwendig. Denn schon in den Siebröhren, ferner in Endospermen, in Pilzfäden u. s. w.

1) Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 756. Vgl. übrigens Czapek, l. c., p. 126.

2) Heine, Versuchsstat. 1888, Bd. 35, p. 161; Schimper, l. c., p. 757; Strasburger, l. c., p. 487.

3) Sachs, Flora 1862, p. 297; 1863, p. 88.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 538 u. § 80.

wandern die Eiweissstoffe vereint mit den Kohlenhydraten u. s. w. Das Zusammenwirken beider wird überhaupt durch die Thätigkeit und das Bedürfniss der lebendigen Zelle bedingt und regulirt.

In dem Phloem sind natürlich die aufbauenden Elemente so gut wie in dem Xylem von ungleichem functionellen Werthe. Im allgemeinen scheinen alle Körper am besten in den Siebröhren befördert zu werden. In geringerem Grade dürften die Cambiformzellen in der Fernleitung mitwirken, in welcher die Geleitzellen und noch mehr das Phloemparenchym eine untergeordnete Rolle zu spielen scheinen (vgl. Czapek, l. c.). Am leitungsfähigsten sind also im Xylem und im Phloem die langgestreckten Elementarorgane und insbesondere diejenigen, in welchen durch Perforation der Querwände communicirende Röhren von grösserer Länge hergestellt sind. Während aber die wasserleitenden Tracheen u. s. w. todt sind, dienen zur Beförderung der plastischen Stoffe in zweckentsprechender Weise lebendige Zellen und Zellfusionen. Demgemäss hört auch die Leitfunction der Siebröhren mit dem Tode auf, der in denjenigen Pflanzen, in welchen durch secundäres Dickenwachsthum für dauernde Neubildung gesorgt ist, nach kürzerer Lebensdauer einzutreten pflegt.

Da in den Wanderbahnen vielfach transitorische Speicherung eintritt, so wird ein Körper durch das Vorkommen nicht als der die Translocation vermittelnde Stoff gekennzeichnet, denn die gespeicherten Verbindungen erfahren vielfach zum Zwecke des Mobilisirens und Transportirens leichtere oder tiefgreifende Umlagerungen und Zertrümmerungen (§ 22, 77 ff.). Eine solche Metamorphose ist für die Stärke eine absolute Nothwendigkeit, während es (vgl. § 16, 22) vielfach zweifelhaft bleibt, ob die lebendige Zelle die Fähigkeit besitzt, denselben Körper je nach Umständen auszugeben oder zurückzuhalten. Jedenfalls vermögen viele Stoffe, unter ihnen auch colloidale Eiweisskörper den Protoplasten zu passiren, der auch fette Oele als solche aufnimmt und ausgiebt.

Bei solcher Sachlage muss man sich zunächst an das Vorkommen halten und den transitorisch gespeicherten Verbindungen eine Function in dem Wanderungsgeschäft zuschreiben, in dem somit alle typischen Reservestoffe betheiligt sein können und gelegentlich betheiligt sein dürften. Nach den vorliegenden Erfahrungen werden in den Wanderbahnen von stickstofffreien Körpern besonders häufig Glucosen und Stärke gefunden. In manchen Fällen tritt Rohrzucker auf, der wie auch andere Polysaccharide vielleicht häufiger in der Stoffwanderung mitwirkt. Bei der Olive scheint Mannit, bei den Pilzen Glycogen als Wanderstoff zu functioniren. Diese Rolle fällt häufiger fetten Oelen und nach G. Kraus[1]) bei den Crassulaceen der Aepfelsäure zu. Als wandernde Stickstoffverbindungen functioniren ausser verschiedenen Proteinstoffen vielfach Asparagin oder andere Amide, an deren Stelle bei Pangium edule Cyanwasserstoff tritt[2]). In den gleichen Bahnen werden auch die Aschenbestandtheile translocirt, die theilweise als organische Verbindungen wandern. Solche sind in der That reichlich in den Reservevorräthen vorhanden, mit deren Mobilisiren aber vielfach eine Abspaltung eintritt, so dass ein Theil des P, S u. s. w. wiederum als anorganische Verbindung wandert (Kap. VII, VIII). In dieser Form werden die Aschenbestandtheile (auch die Stickstoffverbin-

1) G. Kraus, Stoffwechsel b. d. Crassulaceen 1886, p. 71.
2) Vgl. über die Bedeutung etc. dieser u. anderer Stoffe Kap. VIII.

dungen) gewöhnlich aus dem Boden bezogen und in der Pflanze herumspedirt, ehe sie weiter verarbeitet werden.

Eine analoge Wanderung vollführen auch die entbehrlichen Aschenbestandtheile und ebenso zum Theil die nicht gerade nothwendigen und die aplastischen Stoffwechselproducte. Denn auch Harze u. s. w. werden durch Vermittelung von Zellen oder besonderen Behältern bestimmten Zielen zugeführt und die Kohlensäure oder ein anderes zu beseitigendes Secret muss zum Zwecke der Ausscheidung nicht selten eine ansehnliche Wegstrecke durchlaufen. Wenn also gelegentlich Calciumoxalat (§ 86) oder Gerbsäure (§ 87) wandert, so kann daraus, wie überhaupt aus der Translocation nicht auf eine Verwendung dieser Körper als Nährmaterial geschlossen werden.

Andererseits wurde schon hervorgehoben, dass nicht selten gerade diejenige Verbindung, welche den Uebergang von Zelle zu Zelle vermittelt, nur in geringer Menge auftritt und zuweilen gelingt es z. B. nicht, ein lösliches Kohlenhydrat während der Stärkewanderung nachzuweisen. Eine Reduction der leicht diosmirenden Verbindungen ist in der That von Bedeutung, weil auf diese Weise einem Verlust nach Aussen vorgebeugt und das Zustandekommen einer benachtheiligenden Concentration in dem Gewebe vermieden wird, während die Versorgung der Verbrauchsorte durch die dauernde und regulatorische Nachbildung des Wanderstoffes gesichert ist (§ 93). In den Verbrauchsorten unterbleibt aber eine Anhäufung von Nährmaterial nicht nur bei zu lebhaftem Consum, sondern auch dann, wenn den Zellen die Speicherungsfähigkeit abgeht. Letzteres ist z. B. vielfach die Ursache, dass Stärke oder Zucker gegen das Urmeristem des Wurzel- oder Stammscheitels verschwinden. Denn eine Ansammlung unterbleibt öfters auch dann, wenn, bei Fortdauer der Versorgung, das Wachsen durch Eingipsen gehemmt und damit der Stoffverbrauch ansehnlich herabgedrückt wird. Ohne solche Depression sammeln sich dagegen in dem Urmeristem häufig lösliche, mit alkalischer Kupferlösung nachweisbare Eiweissstoffe, die mit der Streckung dieser Zellen schwinden. Eine Speicherung von Stärke, Zucker, Proteinstoffen u. s. w. für ferneren Verbrauch wird überhaupt oft veranstaltet und ist als eine Fürsorge für ein schnelles Wachsen, überhaupt für eine vorübergehende energische Thätigkeit durchaus zweckentsprechend.

Die Kenntnisse über die Stoffwanderung sind im wesentlichen gewonnen, indem mit Hilfe der von Sachs systematisch angewandten mikrochemischen Methoden, unter Berücksichtigung der Ausgangspunkte und Endziele, die leitenden Gewebe, sowie die Qualität der in diesen befindlichen Körper ermittelt wurden (vgl. § 77). Ausserdem haben weitere Aufschlüsse besonders die seit alter Zeit vielfach ausgeführten Ringelungsversuche (Unterbrechung der Bahnen) geliefert, deren Interpretation allerdings grosse Umsicht erfordert. Natürlich bedarf es zur Erfüllung der Leistungen unter allen Umständen zweckentsprechender Eigenschaften und somit ist, so gut wie für das Verständniss der Wasserbewegung (§ 35), eine sorgfältige Berücksichtigung der inneren Bauverhältnisse geboten. Diese müssen wir hier als bekannt voraussetzen[1]) und können auch nicht näher darthun, in welcher Weise, da wo es darauf ankommt, durch

1) Näheres bei Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. 1896, II. Aufl., p. 263ff; Strasburger, Leitungsbahnen 1891; de Bary, Anatomie 1877 u. die an diesen Stellen citirten Arbeiten.

Längsstreckung und thunlichste Beseitigung der Widerstände die Leitbefähigung in bestimmter Richtung gesteigert ist, wie ferner durch die Continuität und Vertheilung der bevorzugten Leitbahnen, sowie durch deren Anschluss an die übrigen Gewebe für allseitige Vertheilung gesorgt ist. Am ausgeprägtesten treten diese Verhältnisse natürlich mit der grössten Arbeitstheilung und Ausgliederung, also bei den höchst entwickelten Pflanzen hervor, an die wir uns demgemäss hauptsächlich gehalten haben. Da wir uns aber auf das Wesen der Stoffwanderung beschränken müssen, so hat auch die Betrachtung von speciellen Fällen (§ 109) nur den Zweck, auf einige Typen und auf die zugehörige Literatur hinzuweisen.

Ringelungsversuche[1]. Wird ein Stengel von Salix (Fig. 67), Ligustrum, Polygonum u. s. w. nach Entfernung eines Rindenringes (bei *r*) bis *h-h* in Wasser oder Erde gestellt, so entwickeln sich im Laufe von ein bis einigen Wochen an dem kleinen unteren Ende (*k'*) nur einzelne kümmerliche Wurzeln, während oberhalb der Ringelung Wurzeln reichlich erscheinen und gut weiter wachsen. Neben diesen bilden sich aber auch an dem abgeringelten unteren Ende reichlich Wurzeln, wenn durch die Entnahme eines Rindenringes die Communication des Phloems nicht aufgehoben wird. Das ist der Fall, wenn der Versuch mit Monocotyledonen oder mit solchen Dicotyledonen vorgenommen wird, die bicollaterale Bündel (Solaneen, Cucurbitaceen — Asclepiadeen, Apocyneen, Cichoriaceen[2]) oder markständige Bündel besitzen. Analoge Resultate erhält man, wenn bei Salix u. s. w. die Ringelung nicht ringsum geführt wird, also wenn *k* und *k'* durch eine Rindenbrücke verbunden bleiben. Die Wurzeln entstehen dann in *k'* besonders unterhalb dieser Rindenbrücke, was darauf deutet, dass die Nährstoffe leichter in der Längsrichtung durch die Phloembahnen, aber von diesen aus nur langsam in tangentialer Richtung verbreitet werden. Eine solche Wanderung wird aber nothwendig, wenn in Pflanzen, in denen die Siebtheile nicht anastomosiren, ein schraubenförmiger Rindenstreif abgeschält wird oder wenn zwei Partialringelungen in opponirter Stellung und in einiger Entfernung von einander ausgeführt werden. In der That wird nach solchen Operationen, die seit Hales, Cotta, Knight u. s. w. vielfach ausgeführt sind, je nach dem Bau der Pflanze eine mehr oder

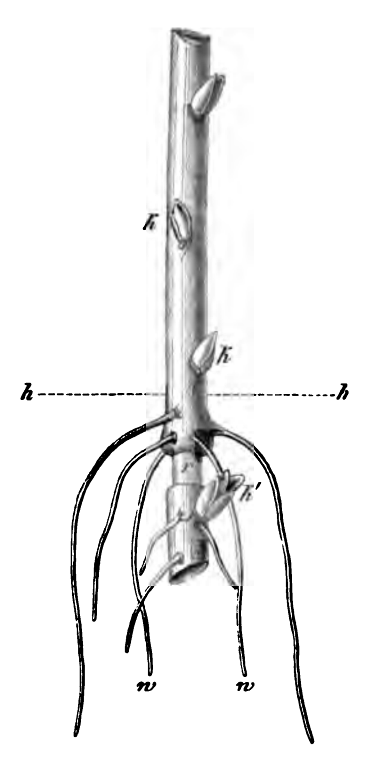


Fig. 67.

1) Aeltere Lit. u. zahlreiche eigene Versuche bei Hansteen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392. — Vgl. ferner Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878; 1884, p. 114, Bot. Ztg. 1895, p. 84; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 132; Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 877; Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 120 etc.

2) Die drei letztgenannten besitzen auch Milchröhren.

minder weitgehende Hemmung der Wurzelproduction an dem unteren kleinen Stengelstück beobachtet (vgl. Czapek l. c.)

Demgemäss ist das Phloem das am besten leitende Gewebe, das aber nicht, wie Sachs annimmt[1]), nur als specifisches Leitsystem der Proteinstoffe functionirt. Denn nach den schon mitgetheilten Erfahrungen wandern ebenso stickstofffreie Körper am besten in den Siebtheil und werden in dem Rindenparenchym (auch in den Leitscheiden) nach Czapek (l. c.) zu langsam befördert, um den Bedarf auf grössere Entfernung hin zu decken. Bei reichem Vorrath von Kohlenhydraten wird natürlich nach einer Ringelung die mangelhafte Zuleitung von Stickstoffsubstanzen die Wachsthumshemmung veranlassen. Auch ist nicht nöthig, dass in jedem Falle die gesammten Befähigungen des Phloems in vollem Umfang in Anspruch genommen werden.

Nach dem Mitgetheilten findet in dem Holzkörper normal keine Abwärtsleitung der plastischen Stoffe statt, die aber im Holzkörper in der Richtung des Wasserstromes befördert werden können. Denn Th. Hartig[2]) beobachtete eine Entleerung der Reservestärke aus Baumwurzeln (Eiche u. s. w.), obgleich an der Basis des Stammes ein breiter Rindenring entfernt war, und constatirte ferner die Fortbildung von Baumknospen, unter denen durch eine Ringelung die Continuität des Phloems unterbrochen war. Freilich waren nicht alle Versuche dieses und anderer Forscher mit Erfolg gekrönt, doch lässt sich nicht sicher ersehen, inwieweit die z. Th. widersprechenden Resultate durch operative Schädigungen, ungleiche Befähigungen u. s. w. bedingt sind. Gleiches gilt für Krautpflanzen, mit denen Hanstein (l. c.) nur negative Resultate erhielt, während Strasburger (l. c. p. 900) besonders bei Umbelliferen nach Unterbrechung der Phloembahnen eine Fortbildung der Fruchtstände beobachtete. Nun bringen es die Blüthenstände, sowie die Baumknospen mit Hilfe ihrer eigenen Reservestoffe nur zu einer geringen Entwickelung, und es müssen desshalb auf der Wasserbahn nicht nur stickstofffreie, sondern auch stickstoffhaltige Verbindungen zugeführt werden. Für die Zuleitung dieser letzteren sprechen ferner einige Versuche Th. Hartig's sowie anderer Forscher, und thatsächlich enthalten manche Blutungssäfte gewisse Quantitäten von Eiweissstoffen, Amiden u. s. w. Da aber die Befähigung zu solchem Transport in den Wasserbahnen offenbar specifisch verschieden ist und zudem diese Befähigung ohne Frage je nach Umständen in ungleichem Grade in Anspruch genommen wird, so lässt sich mit Obigem sehr wohl vereinen, dass A. Fischer (l. c.) bei den von ihm untersuchten Krautpflanzen eine Ausnutzung des Wasserstromes für die Stoffwanderung nicht beobachten konnte. Durch diesen Wasserstrom sind z. B. unter normalen Verhältnissen bei Holzpflanzen nur mässige Mengen von Reservestoffen aus der Wurzel und dem Hauptstamm zu spediren, während eine ansehnliche Stoffwanderung zu Stande kommt, wenn durch Entblättern eine Wiederholung des Austreibens und eine Vermehrung des Consums verursacht wird. Ferner werden nach R. Hartig (l. c.) in Samenjahren ansehnliche Mengen von Reservestoffen nach den reifenden Früchten geführt.

Wahrscheinlich wird in allen Fällen die Aufwärtsleitung mindestens zum

---

1) Sachs, Flora 1863, p. 33.

2) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 338; Sachs, Flora 1863, p. 66; R. Hartig, Bot. Ztg. 1888, p. 837; Holz d. Rothbuche 1888, p. 38; Anatom. u. Physiol. 1891, p. 235; Franz Müller, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 31; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 133; Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 879, 915; Mer, Bot. Centralbl. 1892, Bd. 52, p. 188.

guten Theil in den Phloembahnen besorgt. Jedenfalls lässt sich bei voller Würdigung aller Begleiterscheinungen aus den beobachteten Thatsachen nicht folgern, dass, wie einige Forscher[1]) annehmen, dem Phloem der Holzpflanzen die Befähigung zur Aufwärtsleitung abgeht. Vielmehr geht aus verschiedenen Beobachtungen das Gegentheil hervor. Auch werden nach dem umgekehrten Einpflanzen eines Zweiges die Assimilate der Blätter in dem Siebtheil in umgekehrter Richtung nach der Wurzel geleitet.

Jedenfalls darf auf eine Unterbrechung der Zuleitungsbahn nur geschlossen werden, wenn das angestrebte Wachsthum nachweislich durch Nährstoffmangel gehemmt wird, wie das in dem durch Fig. 67 dargestellten Versuche zutrifft. Denn durch die operativen Eingriffe kann auch z. B. eine Hemmung der Wachsthumsbestrebungen in anderer Weise veranlasst werden. So hat man z. B. mit Unrecht aus dem Unterbleiben des Dickenwachsthums unterhalb der Ringelung des Stammes einer Holzpflanze geschlossen, das Phloem sei unfähig, die plastischen Stoffe in aufsteigender Richtung zu befördern. In dieser Richtung tritt aber thatsächlich Zuleitung ein, sobald durch Verwundungen oder durch das Austreiben einer Knospe eine Wachsthumsthätigkeit und damit ein Bedürfniss erweckt ist. Zuweilen werden sogar Reservestoffe in dem nicht wachsenden Stammstück abgelagert. Auch unterbleibt das Dickenwachsthum ebenso bei Periploca und Tecoma, obgleich in diesen nach der Ringelung die Continuität der Phloembahn durch die markständigen Siebtheile unterhalten ist[2]). Uebrigens hilft bekanntlich die beste Versorgung mit Nährmaterial nichts, wenn ein Organ nicht zum Wachsen geneigt ist. Ferner ist z. B. die unterbleibende Fortbildung des Stieles einer unbefruchteten Blüthe eines der vielen Beispiele dafür, dass die Zuleitung in einer Bahn unterbleibt, die bei Bedarf, d. h. in diesem Falle bei Ausbildung der Frucht, vortrefflich functionirt haben würde[3]). Weiter hat z. B. Tittmann[4]) gezeigt, dass ganz nach Belieben und in correlativer Weise die obere oder untere Schnittfläche eines Zweiges zur Callusbildung veranlasst werden kann.

Siebröhren[5]). Diese sind jedenfalls bevorzugte Leitbahnen, die reichlich stickstoffhaltige und stickstofffreie Stoffe führen. So fand G. Kraus[6]) in dem austretenden Siebröhrensaft der Kürbisfrucht 7—10 Proc. Trockensubstanz, von der 20 Proc. auf Proteinstoffe, 30 Proc. auf Amide, 38 Proc. auf lösliche Kohlenhydrate fielen. Von Aschenbestandtheilen waren besonders K und H_3PO_4, nächstdem Mg vorhanden. Es steht dieses in Uebereinstimmung mit den mikrochemischen Studien Schimper's[7]), der zugleich constatirte, dass sich die H_3PO_4 zum guten Theil in organischer Bindung befindet. Die partielle Entleerung im Winter, sowie die Wiederfüllung mit dem Wiedererwachen der

---

1) Vgl. Th. Hartig, Bot. Ztg. 1888, p. 339; Sachs l. c.; Strasburger l. c., p. 891; A. Fischer, l. c., p. 150.

2) Jost, Bot. Ztg. 1893, p. 120 u. die hier citierte Lit.

3) Ueber andere functionelle Wirkungen dieser Art, vgl. z. B. de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 50; Busch, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1889, Generalvers. p. 29; Jost, Bot. Ztg. 1891, p. 530; 1893, p. 181.

4) Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 193.

5) Literatur: Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 286; Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 918, 476; A. Fischer, Unters. über d. Seitenröhrensystem d. Cucurbitac. 1884; Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1885, p. 245; 1886, p. 291.

6) G. Kraus, Siebröhreninhalt von Cucurbita in Sitzungsb. d. naturf. Gesellsch. zu Halle, 23. Febr. 1894.

7) Schimper, Flora 1890, p. 228, 260. Vgl. § 74.

Thätigkeit und mit der Entleerung der Reservestoffe lehrt zugleich, dass die Siebröhren nicht als Speicherungsorte, sondern in erster Linie als Leitbahnen functioniren, und Blass[1]) befindet sich in Widerspruch mit den Thatsachen, indem er ihnen diese Function abzusprechen sucht. Auch ist es noch fraglich, ob, wie A. Fischer (l. c.) annimmt, die Siebröhren in hervorragender Weise als Eiweissbildner thätig sind.

Unsicher ist ferner, ob die Cambiformzellen und die Geleitzellen vorwiegend als Leitbahnen oder hauptsächlich als Vermittler und transitorische Speicherorte thätig sind. Diese Fragen sind auch noch nicht endgiltig für das Phloemparenchym und die den Siebtheil begleitenden Gewebe beantwortet. Eine bestimmte Entscheidung ist nicht aus dem Vorkommen oder dem Fehlen der feinen Plasmaverbindungen zu treffen, da deren Bedeutung für den Stofftransport noch zweifelhaft ist (§ 20). Dagegen werden offenbar durch die gröberen Poren der Siebplatte Stoffe, auch schwer diosmirende und ungelöste spedirt. Uebrigens sind die in den Siebröhren nicht seltenen Stärkekörnchen[2]) gewöhnlich zu gross, um die Poren durchwandern zu können. Durch solche Communication wird beim Anschneiden das bekannte Ausfliessen des Siebröhrensaftes ermöglicht und als eine Folge dieser Massenströmung sehr gewöhnlich eine einseitige Anhäufung des Inhalts an den Siebplatten bewirkt. Derartige Massenströmungen sind wahrscheinlich auch bei dem Stofftransport in der intacten Pflanze mitbetheiligt. Indess ist es noch fraglich, ob die Strömungen in den Siebröhren nur passiv, d. h. durch den Druck der Umgebung u. s. w. oder auch durch die Activität des lebendigen Inhalts zu Stande kommen, der unter dem Einfluss der anstossenden Zellen sich ohne Zellkern lebendig und thätig erhält[3]). Im näheren können wir hier nicht auf die Eigenschaften der Siebröhren, auf den callösen Schluss im Winter u. s. w. eingehen[4]). Es sei auch nur darauf hingewiesen, dass schon bei der Mehrzahl der Gymnospermen die groben Siebporen fehlen, und dass in den Geweben des Mooses und gewisser Algen bereits die Differenzirung der Siebröhren angedeutet oder bis zu einem gewissen Grad erreicht ist (Haberlandt, l. c. 308, 334).

Milchsaft. Bei der beschränkten Verbreitung kommt dem Milchsaft keine generelle Bedeutung zu und wir dürfen uns desshalb um so mehr mit einem kurzen Hinweis begnügen, als es noch fraglich ist, ob und inwieweit die Milchröhren (Milchgefässe, Milchzellen und milchführende Intercellularen) in bestimmteh Pflanzen unter normalen Verhältnissen eine wesentliche Rolle in dem Transport der plastischen Stoffe spielen. Denn wenn auch der Milchsaft verschiedener Pflanzen erhebliche Mengen von Eiweissstoffen, Zuckerarten (bei Morus nach Faivre 5—10 Proc.), ferner von Fett und in gewissen Fällen Stärke enthält, so finden sich doch daneben durchgehends aplastische Körper, die in anderen Pflanzen fast allein in den Vordergrund treten. Wenigstens werden, soweit bekannt (§ 87—90), Kautschuk, Harze, aetherische Oele, Alkaloide, u. s. w. nicht wieder in den Stoffwechsel gezogen und das gilt auch zumeist für Gerbstoffe, die sich reichlich in dem Milchsaft gewisser Pflanzen

1) Blass, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 290. Vgl. auch Haberlandt, Physiol. Anatom., II. Aufl., p. 288.

2) Vgl. Strasburger, l. c., p. 478.

3) Vgl. Pfeffer. Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1896, p. 509.

4) Anatomisches u. s. w. bei Haberlandt, l. c., p. 291; Strasburger, l. c., p. 927; de Bary, Vergleichend. Anatom. 1877, p. 191, 210, 455. Ueber Pilze de Bary, Morphol. u. Biolog. d. Pilze 1884, II. Aufl.; Istvánffi, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 405.

einstellen[1]). Ohne Frage aber werden diese Körper nicht als unvermeidliche Nebenproducte, sondern für bestimmte Ziele und Zwecke gebildet (vgl. § 77). In der That gewinnt durch derartige Stoffe der hervordringende Milchsaft die Befähigung, einen Wundschutz zu schaffen oder durch seine giftigen Eigenschaften Insecten abzuhalten[2]). Vielleicht besteht darin vielfach die Hauptaufgabe des Milchsaftes und der Milchsaftröhren, die aber in anderen Pflanzen bis zu einem gewissen Grad oder sogar in hervorragender Weise als Leitbahnen für plastische Stoffe nutzbar gemacht sein mögen.

Wenigstens ist das Schwinden von plastischen Stoffen in gewissen Entwicklungsphasen oder nach Einleitung eines Hungerzustandes nachgewiesen. Unter diesen Umständen wird nach Schullerus[3]) die Stärke in dem Milchsaft von Euphorbia, allerdings nur allmählich gelöst und nach den vorliegenden Erfahrungen nimmt auch der Zucker in dem Milchsaft von Morus u. s. w. ab Anscheinend ist auch ein gewisses Quantum der trübenden Stoffe verarbeitbar. Denn nach Faivre[4]) wird die Trübung des Milchsaftes in den Keimlingen von Tragopogon porrifolius im Dunklen, ebenso in kohlensäurefreier Luft vermindert, nach Einleitung der Kohlensäureassimilation aber wiederum verstärkt. Nach der Abnahme und Zunahme der Trübung zu urtheilen, die allerdings keinen ganz einwandsfreien Maassstab abgiebt[5]), dient nach Faivre[6]) der Milchsaft auch in Morus alba zu Ernährungszwecken und während des Winters zur Aufspeicherung von Nährmaterial. Ferner sprechen nach Faivre verschiedene Ringelungsversuche an Ficusarten für eine Translocation plastischer Stoffe in den Milchröhren. Doch lassen die Versuche und Folgerungen verschiedene Einwände zu und ein kritisches Studium ist um so mehr nothwendig, als Hanstein[7]) theilweise andere Resultate erhielt. Vermöge ihres Baues und ihrer Anordnung sind die Milchröhren zur Fortleitung von Stoffen sehr geeignet und Massenströmungen werden auch in den Milchröhren der intacten Pflanze durch verschiedene Ursachen veranlasst[8]). Indess ist die Communication nicht minder wichtig, um den Milchsaft nach den Wundstellen zu befördern, und da die anatomischen Anordnungen ebenso mit der erwähnten ökologischen Bedeutung des Milchsaftes vereinbar sind, so lässt sich aus ihnen ein sicherer Schluss über die functionelle Bedeutung der Milchröhren nicht ableiten[9]).

---

1) Analysen von Milchsäften z. B. bei de Bary, l. c., p. 194; Wiesner, Die Rohstoffe d. Pflanzenreiches 1873; Boussingault, Agronom, Chim. agricol. etc. 1891, Bd. 7, p. 64 (Kuhbaum), Chimani, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 385). — Mikrochemisches bei Schimper, Flora 1890, p. 228.

2) de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1881, p. 687; Ludwig, Biolog. d. Pflanz. 1895, p. 231; Zander, Bibliothec. botan. 1896, Heft 37, p. 37. — Die Bedeutung peptonisirender Enzyme in gewissen Milchsäften (§ 91) ist noch nicht aufgeklärt. (B. H Biffen, Annals of Botany. 1897, Bd. 91, p. 334.)

3) Schullerus, Die physiol. Bedeutung d. Milchsaft. von Euphorbia Lathyris 1882, p. 92 Sep. a. d. Abhandlg. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, Bd. 24); Treub, Annal. d. jard. botan. d. Buitenzorg 1882, Bd. 3, p. 37. Vgl. Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 774.

4) Faivre, Compt rend. 1879, Bd. 88, p. 369.

5) Ueber Zusammenballungen im Milchsaft vgl. Schwendener, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1885, p. 335.

6) Faivre, Annal. d. scienc. naturell. 1866, V. sér., Bd. 6, p. 33; 1869. V. sér., Bd. 10, p. 97.

7) Hanstein, Die Milchsaftgefässe 1864, p. 54.

8) Vgl. Schwendener, l. c., p. 326. — Aus naheliegenden Gründen fliesst aus gewelkten und desshalb auch oft aus älteren Pflanzentheilen beim Anschneiden häufig kein Milchsaft aus.

9) Vgl. Haberlandt, l. c., und Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 771.

Historisches. Trotz der für ihre Zeit vortrefflichen Auseinandersetzungen Malpighi's über die verschiedenen Bewegungsrichtungen der Nährstoffe, bildete sich in der Folge eine einseitige und unzureichende Lehre der Saftcirculation in der Pflanze aus (vgl. Sachs, Geschichte d. Bot. 1875, p. 494). Diese Lehre, nach welcher der rohe Saft im Innern der Pflanze aufsteigt, der in den Blättern verarbeitete Bildungssaft aber in der Rinde herabgeleitet wird, berücksichtigt überhaupt nur einen speciellen Fall der Stoffwanderungsvorgänge, der weiterhin fast allein in das Auge gefasst wurde. So kommt es, dass fernerhin, trotz der Erweiterung der Kenntnisse eine befriedigende Darstellung der Gesammtvorgänge vermisst wird [1]). Eine solche verdanken wir dann den bahnbrechenden Studien von Sachs [2]), der nicht nur die verschiedenen Wanderungsvorgänge in Betracht zog, sondern zielbewusst dahin strebte, die einzelnen wandernden Stoffe und die mit der Mobilisirung und Translocirung verknüpften Stoffwanderungsvorgänge zu präcisiren, während man sich bis dahin sehr gewöhnlich begnügt hatte, von einem allgemeinen Bildungssaft zu reden. Zugleich zeigte Sachs, dass auf den Leitbahnen auch eine räumliche Trennung der verschiedenen wandernden Stoffe eintreten kann. Diese Fundamente bleiben zu Recht bestehen, obgleich der Siebtheil, entgegen der Folgerung von Sachs, auch als die hauptsächliche Leitbahn für die stickstofffreien Körper functionirt, und obgleich, wie ich [3]) zeigte, die Stickstoffsubstanzen nach tiefgreifender Zertrümmerung in analoger Weise wie die Kohlenhydrate wandern. Uebrigens war schon zuvor die Annahme Mohl's [4]), dass der Weichbast, besonders die Siebröhren und die langgestreckten Elemente des Phloems in bevorzugter Weise der Stoffwanderung dienen, durch die Untersuchungen von Hanstein [5]) bestätigt worden.

§ 107. Wanderung der Aschenbestandtheile.

Mit den Betrachtungen des vorigen Paragraphen ist zugleich dem Wesen nach die Wanderung der Aschenbestandtheile gekennzeichnet, die ihre physiologische Bedeutung überhaupt erst im Zusammenwirken mit den Kohlenstoffverbindungen gewinnen (§ 74) und theilweise in Verbindung mit diesen, theilweise als anorganische Salze zu den Stätten der Verarbeitung oder der Magazinirung u. s. w. geführt werden. Wenn nun vielfach die wandernden Stoffe und die leitenden Elementarorgane nicht genau ermittelt sind, so besteht doch kein Zweifel, dass im allgemeinen dieselben Leitbahnen für die Beförderung der Aschenbestandtheile und der organischen Körper nutzbar gemacht werden. Unter diesen Umständen genügt hier ein kurzer Ausblick auf die Aschenelemente um so mehr, als aus dem, was über deren allgemeine und specielle Bedeutung in Kap. VIII mitgetheilt ist,

1) Vgl. z. B. Mohl, Vegetabil. Zelle 1851, p. 71; Unger, Anatom. u. Physiol. 1855, p. 329; Th. Hartig, Pflanzenkeim 1858, p. 69; Bot. Ztg. 1862, p. 82.

2) Sachs, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 57; Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 183; Flora 1863, p. 32.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 538.

4) Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 897.

5) Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392. Die ältere Literatur ist hier zu finden.

sich die hauptsächlichen Aufgaben ableiten lassen, denen durch die Translocation Genüge zu leisten ist.

Zu diesen Aufgaben gehört die Beförderung der aus dem Boden zu beziehenden Aschenbestandtheile, die wesentlich durch den Transspirationsstrom besorgt wird. Bei der grossen Verdünnung der Bodenlösung ist es in der That fraglich, ob ohne dieses Mitreissen ein genügendes Quantum der Aschenelemente zu den wachsenden Trieben in der Krone eines Baumes gelangen würde (§ 38). Jedoch hat der Wasserstrom die Aschenbestandtheile nur nach den lebendigen Geweben zu führen, in welchen sie im Zusammenwirken mit Kohlenstoffverbindungen für den Organismus nutzbar gemacht werden. Dabei werden gewisse Verbindungen der Aschenelemente, ebenso wie gewisse organische Körper festgelegt und dem weiteren Umtrieb in der Pflanze entzogen, während andere Verbindungen zu fernerer Verwendung oder zur Ansammlung in Reservemagazinen fortbewegt werden, in welchen sich natürlich alle nothwendigen Aschenbestandtheile sammeln müssen. In manchen Fällen, so in den Samen, ist gewöhnlich ein grosser Theil des P und S, vielleicht auch des K in Form von organischen Verbindungen magazinirt, während in anderen Fällen (Knollen, Wurzeln u. s. w.) P und S vorwiegend als Sulfate und Phosphate gespeichert sind (vgl. § 74, 77, 80). Mit dem Mobilisiren wird dann ein Theil der organischen Verbindungen des S und P unter Abspaltung von H_3PO_4 und H_2SO_4 zertrümmert, die zusammen mit den organischen Verbindungen des P und S, sowie mit den anderen Aschenbestandtheilen ihren Zielen zuwandern. Dabei dienen offenbar das Phloem und die begleitenden Gewebe ebenso für diese Körper, wie für die organischen Verbindungen als Leitbahnen. Wenigstens wird bei dem Wandern von oder nach den Reservemagazinen in diesen Leitbahnen und insbesondere auch in den Siebröhren in grösserer Menge P und S (in organischen und anorganischen Verbindungen), gewöhnlich etwas weniger Mg und minder reichlich Ca gefunden[1]). Vermuthlich wandert ein Theil des Phosphors und Schwefels in Verbindung mit Eiweissstoffen, doch treten beide auch ohne Anhäufung von Eiweissstoffen in dem Rindenparenchym auf. Inwieweit nun Phosphate, Sulfate, Nitrate und andere Salze auf weite Strecken direct in dem Rindenparenchym oder durch Vermittelung des Phloems befördert werden, ist ebenso wie für Stärke, Zucker u. s. w. noch nicht endgiltig entschieden. Jedenfalls ist bekannt, dass manche Zellen und Gewebe zur Speicherung von Sulfaten, Phosphaten, Nitraten u. s. w. befähigt sind.

In der Pflanze findet man alle Elemente auf der Wanderschaft, auch diejenigen, die wie das Ca (auch Si) an dem Orte ihrer definitiven Verwendung vorwiegend fixirt und damit dem ferneren Umtriebe entzogen werden. Ist aber z. B. die Pflanze auf die Versorgung aus einem Reservemagazine angewiesen, so wird in diesem natürlich auch ein Theil des gespeicherten Ca mobilisirt und zum Auswandern gebracht. Indess macht sich auch dann die ungleiche Bedeutung und Beweglichkeit der Elemente geltend. Während z. B. nach Schröder[2]) die

---

1) Schimper, Flora 1890, p. 241, 260.

2) Schröder, Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 468. Andere Beispiele bei Hornberger, Jahresb. d. Agriculturch. 1882, p. 159; Schimper, l. c., p. 241, sowie in einigen der in § 109 für Keimpflanzen, Knollen u. s. w. citierten Arbeiten. Aehnliches

im Schrumpfen begriffenen Cotyledonen der Keimlinge der Schminkbohne nur die Hälfte des Ca ausgegeben hatten, war von dem P nur noch $^1/_4$, von K, Mg ebenso von N (auch von Na) nur noch $^1/_3$ in den Samenlappen vorhanden. Eine völlige Entleerung eines nothwendigen Elementes ist selbstverständlich unmöglich, da das zum Aufbau unerlässliche selbst bei grösstem Nahrungsmangel nicht disponibel wird. Mit dem Absterben sind noch weitere Stoffe aus der todten Zelle auslaugbar, doch werden dann besonders die leichter löslichen Verbindungen entfernt, zu denen die Verbindungen des Ca gewöhnlich nicht gehören. Einem solchen Auslaugen sind in der That die absterbenden Zellen unterworfen, die zwischen lebendigen Geweben verharren[1]), während das Abstossen oder Austrocknen verhindert, dass aus dem ausser Function tretenden Blatte viel von denjenigen Stoffen in die Pflanze gelangt, die erst mit dem Tode disponibel werden.

In Organen, die nicht zur Speicherung dienen, wird also das zuwandernde Ca der Hauptsache nach verbleiben. Das ist in den Laubblättern der Fall, in denen der Regel nach die absolute Menge des Ca (auch des Si) bis zum Absterben zunimmt. Dagegen scheint nach der völligen Ausbildung des Blattes die absolute Menge des P, des K, des Mg und auch des N ziemlich constant zu bleiben, um zuweilen fernerhin, mit dem Herannahen des Absterbens, oder schon etwas früher, etwas abzunehmen[2]). Sofern dieses zutrifft, wird es offenbar erreicht, indem ein Theil der genannten Elemente in ökonomischer Weise in den Körper zurückwandert. Es tritt also eine thunlichst weitgehende Entleerung ein, wie sie auch durch einen Hungerzustand herbeiführbar ist, indem wahrscheinlich ein gewisser Theil der Leibessubstanz, also mit dieser ein Quantum Eiweissstoffe in den Stoffwechsel gerissen, resp. translocirt wird. Bei der dauernden Zufuhr durch den Transspirationsstrom fordert aber schon die Constanz von P, K u. s. w. ein continuirliches Auswandern. Dabei werden diese Elemente wahrscheinlich Hand in Hand mit den Assimilaten, theilweise wohl im Verband mit Proteinstoffen, in den üblichen Leitbahnen dem Stamme u. s. w. zuwandern. Thatsächlich sind in den Leitbahnen während des Transportes der Blattassimilate von Aschenelementen besonders reichlich P und K, nächstdem Mg und nur in geringerer Menge Ca zu finden. Uebrigens ist aus den schon früher (§ 74) angeführten Gründen ein constantes Verhältniss zwischen P, N u. s. w. nicht zu erwarten.

Die Beziehungen zwischen organischen Stoffen und Aschenbestandtheilen sprechen sich auch in der Gesammtzunahme aus, welche beide in der Pflanze erfahren. In

---

wurde auch beim Austreiben von Knospen beobachtet von Schröder, Forstchem. u. pflanzenphysiol. Unters. 1878, I, p. 77.

1) Bspl. für Holz bei Hartig, Holz d. Rothbuche 1888, p. 177; Daube, Botan. Jahresb. 1883, p. 44.

2) Wehmer, Landwirth. Jahrb. 1892, Bd. 21, p. 513 und Ber. d. Bot. Gesellsch. 1892, p. 152; Zöller, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 231; Rissmüller, ebenda 1874, Bd. 17, p. 17; Dulk, ebenda 1875, Bd. 18, p. 188; Flèche et Grandeau, Annal. d. chem. et d. physique 1876, V. sér., Bd. 8, p. 486; Pässler, Chem. Centralb. 1893, II, p. 654. — Ueber immergrüne Blätter vgl. Briosi, Bot. Jahresb. 1888, p. 23. — Ueber das Verhalten beim Blattfall durch Sommerdürre siehe G. Kraus, Bot. Ztg. 1873, p. 401 und die kritischen Bemerkungen bei Wehmer l. c.

irgend einer Phase der Entwickelung erreicht die Production organischer Substanz, resp. die Aufnahme dieser in chlorophyllfreie Pflanzen ein Maximum und eben dieses trifft zu für die Aufnahme von Aschenbestandtheilen aus dem umgebenden Medium, ohne dass übrigens der grösste Gewinn an organischer Substanz und an Aschenbestandtheilen auf dieselbe Zeit fallen muss. Ferner ist bei geringer oder auch ohne Zunahme von Trockensubstanz die Translocation der wanderungsfähigen Stoffe in ausgiebiger Weise thätig, um diese ihren endlichen Zielen, den noch intensiv thätigen Organen und den Aufspeicherungsorten der Reservestoffe zuzuführen. Das dauert fort, wenn bereits einzelne Pflanzenglieder ihr Lebensende fanden, sowie ja auch in abgeschnittenen Pflanzentheilen die wanderungsfähigen Stoffe weitergeschafft werden. Diese sammeln sich u. a. bei den Getreidearten mehr und mehr in der Aehre und zuletzt entziehen die Früchte den übrigen Blütentheilen das noch disponible Material, auch wenn die Aehre vom Halme getrennt ist[1]).

Die Zeit der ausgiebigsten Production ist natürlich ebenso specifisch verschieden, wie der Verlauf der Aufnahme von Aschenbestandtheilen. Jene ist von der Thätigkeit der Blätter abhängig und fällt im allgemeinen mit der reichlichsten Entwickelung dieser zusammen. Die genügende Menge von Aschenbestandtheilen scheint z. B. in unsere Getreidearten unter normalen Verhältnissen zum grössten Theil vor Beendigung der Blüthezeit eingetreten zu sein. Desshalb vermögen Pflanzen, die zuerst in wässeriger Nährlösung gehalten, aber bei Beginn des Blühens in reines Wasser gebracht werden, ihre Entwickelung vollständig abzuschliessen. Doch werden in einem Culturboden gewöhnlich Aschenbestandtheile bis in die letzten Reifestadien, wenn auch zuletzt in geringer Menge aufgenommen. Indess wurde auch unter solchen Bedingungen in einzelnen Fällen endlich eine Constanz oder sogar eine geringe Abnahme der Gesammtasche beobachtet. Eine solche Abnahme trifft natürlich diejenigen Pflanzenglieder, welche das zur Aufspeicherung in den Reservestoffbehältern bestimmte Material abgeben. Wie hierbei verschiedene Elementarstoffe ungleich betroffen werden, so ist das Verhältniss, in welchem die einzelnen Aschenbestandtheile in die Pflanze von Aussen eintreten, während der Entwickelung der Pflanze mannigfachem Wechsel unterworfen.

Ohnehin haben Concentration und Zusammensetzung der Salzlösung, sowie andere Umstände Einfluss auf den zeitlichen Verlauf und das endliche Resultat. So hat der Ausschluss von K, oder von P u. s. w., also ein einseitiger Hungerzustand zur Folge, dass die fortwachsenden Theile das fehlende Element den älteren Organen entreissen und diese frühzeitig zum Absterben bringen (§ 93). Durch reichliche Zufuhr wird aber nicht nur diese Translocation, sondern auch bis zu einem gewissen Grade das Auswandern eines Elementes aus den Reservestoffbehältern unterdrückt (§ 93). Zugleich tritt eine gewisse Luxusconsumption ein (§ 73) und bei höherer Concentration der Bodenlösung führt zuweilen der Transspirationsstrom eine solche Anhäufung herbei, dass Salze an den Blättern

1) Lit.: de Candolle, Pflanzenphysiol. Bd. 2, p. 182; Lucanus, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 147; Siegert, ebenda 1864, Bd. 6, p. 134; Heinrich, Annal. d. Landwirthschaft 1871, Bd. 57, p. 31; Nowacki, Unters. über das Reifen d. Getreides 1870; Nobbe, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 277; Balland, Bot. Jahresber. 1888, p. 12; Holfert, Flora 1890, p. 281; Hotter, Versuchsstat. 1892, Bd. 40, p. 356.

auswittern (§ 23). Bei solcher Fülle besteht natürlich ein Streben nach Austritt, das auch durch eine Ausgabe von Salzen bemerklich wird, wenn man das Wurzelsystem in eine salzarme Lösung versetzt (vgl. z. B. § 23).

Wir müssen uns auf diese summarischen Angaben über die Aufnahme der Aschenbestandtheile und deren Wanderung in der Pflanze beschränken. Auf die Bedeutung der makro- und mikrochemischen Forschungsmethoden, aus welchen diese Schlüsse abgeleitet sind, ist bereits in § 77 hingewiesen. Zum Verfolg der Aschenbestandtheile wurden mikrochemische Methoden besonders von Schimper[1]) benutzt, nachdem ich früher (I. Aufl. Bd. I, p. 330) auf einige Erfahrungen hingewiesen hatte. Die makrochemischen Untersuchungen, die vielfach in Verbindung mit Studien über die Zunahme an organischer Masse und über die Vertheilung der organischen Verbindungen vorgenommen wurden, sind demgemäss theilweise in § 109 citirt. Ein grosser Theil der Literatur ist auch in E. Wolff's Aschenanalysen 1871 und 1880 zu finden. Zur Orientirung mögen hier folgende Arbeiten genannt sein: Arendt, Wachsthum d. Haferpflanze 1859; Fittbogen, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 474 u. 1870, Bd. 13, p. 100; Pierre, Rech. s l. développement du blé 1866; Knop u. Dworzak, Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 1875, p. 76; Kreusler, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 548; Pott, Versuchsstat. 1880, Bd. 25, p. 95; Weiss, ebenda 1880, Bd. 26, p. 191; Berthelot et St. André, Annal. d. chem. et d. physique 1883, VI. sér., Bd. 5, p. 385; Compt. rend. 1891, Bd. 112, p. 122 u. s. w.

§ 108. Mechanik und Ursachen der Stoffwanderung.

Das Grundproblem der Stoffwanderung ist mit dem Stoffaustausch der einzelnen Zelle gegeben und demgemäss, wie schon in § 106 hervorgehoben wurde, in Kap. III (Mechanik des Stoffaustausches) behandelt. Denn die Ausbildung besonders leistungsfähiger Leitbahnen bezweckt nur eine genügend schnelle Zuführung (oder Abführung) zu den ferner liegenden Zellen, die aus dem ihnen auf diese Weise zur Verfügung gestellten Materiale nach Maassgabe ihrer Fähigkeiten und Thätigkeiten in analoger Weise schöpfen, wie eine von Wasser umspülte Zelle (oder ein Zellgewebe) aus der umgebenden Nährlösung. In beiden Fällen wird eine Durchwanderung von Zellen nothwendig, wenn es sich um die Versorgung einer Zelle dreht, die nicht direct an die Nährlösung, bezw. an die zuleitende Bahn stösst. Natürlich müssen auch die Mittel und Wege aufgehellt werden, die eine beschleunigte Zuführung in bestimmten Bahnen ermöglichen und bewirken. Dieses Ziel wird übrigens im wesentlichen mit Hilfe derselben Mittel erreicht, die bei der Durchwanderung von Zellen und bei der Beschleunigung der Zuführung durch todte Medien mitspielen. Durch entsprechende Combination der verschiedenen Factoren (also mit Einschluss der specifischen Eigenheiten und Thätigkeiten) ist begreiflicher Weise eine grosse Mannigfaltigkeit möglich. Wir müssen uns indess auf die Darlegung der Grundprincipien beschränken und unter Bezugnahme auf Kap. III und § 106, sowie auf die

1) Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 756; Flora 1890, p. 211.

Besprechung des selbstregulatorischen Waltens in der Pflanze (§ 93) können wir uns in Folgendem kurz fassen.

Da ein diosmirender Körper bis zur Erreichung des Gleichgewichts eindringt, so hat eine jede Störung dieses einen weiteren Nachstrom zur Folge. Folglich wird schon durch den Verbrauch eine Stoffbewegung verursacht, die auf Befriedigung des Bedürfnisses hinarbeitet und im speciellen durch die fortgesetzte Umwandlung in eine in der Zelle verbleibende Verbindung eine Ansammlung von Reservestoffen u. s. w. herbeigeführt. Durch solche Thätigkeit wird also das Wahlvermögen der Pflanze und jeder einzelnen Zelle erzeugt und regulirt. Es ergibt sich also als eine naturgemässe Folge der specifischen Eigenheit und Thätigkeit, dass von einem bestimmten Stoffe die eine Zelle viel, die andere wenig oder gar nichts in sich ansammelt, dass ferner mit der Zeit selbst aus sehr verdünnten Lösungen eine grosse Menge eines Körpers gewonnen wird. Umgekehrt hat natürlich die Wiederumwandlung in eine diosmirende Verbindung eine Fortbewegung von diesem Orte höherer Concentration zur Folge (§ 22).

Auf gleiche Weise wird aber auch eine Stoffwanderung in Geweben verursacht. Wenn z. B. die Spitzenzelle eines Haares, eines Pilzfadens u. s. w. einen zugänglichen Stoff beschlagnahmt, so wird damit rückwirkend ein Zustrom von den Aufnahmestellen, von den Productionsstätten oder von den Reservemagazinen aus veranlasst. Dabei werden die Wanderstoffe wohl hauptsächlich ihren Weg durch die Zellen nehmen, doch ist auch eine Fortbewegung in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwand, also auch dann noch möglich, wenn der Eintritt in die Protoplaste der Verbindungsbahn versagt ist. In derselben Weise müssen Stoffe ihren Weg zu den Binnenzellen eines Gewebes finden, sofern nicht besondere Gänge und Leitbahnen die Zufuhr besorgen. Falls in diesen und anderen Fällen an den Ausgangsstellen eine sehr verdünnte Lösung geboten ist, besteht in der nur zuleitenden Bahn eine noch grössere Verdünnung, so dass oft eine Nachweisung des wandernden Stoffes nicht gelingt, obgleich mit der Zeit erhebliche Mengen den consumirenden oder speichernden Zellen zufliessen. Unter solchen Umständen ist die Ansammlung in einer Zelle ein untrügliches Zeugniss für eine speichernde Thätigkeit, die, wie schon (§ 106) hervorgehoben wurde, auch nöthig ist, um z. B. Stärke, Zuckerarten, Asparagin auf Wanderbahnen anzusammeln, während sich ausserhalb der Protoplasten, als Imbibitionsflüssigkeit der Zellwand eine sehr verdünnte Lösung von Zucker u. s. w. befindet. Uebrigens lehrt auch das Verhalten der Gewebe gegen Wasser, dass die Stoffe in diesen Bahnen in analoger Weise magazinirt sind, wie in Reservemagazinen, also auch behufs Weiterschaffung in gleicher Weise mobilisirt und in eine wanderfähige Verbindung gebracht werden müssen, die in irgend einer Weise von der transitorisch gespeicherten Verbindung abweicht. Von dieser wandernden Verbindung ist dann in jedem Augenblick nur sehr wenig vorhanden und bei der Fortbewegung muss sich das Mobilisiren und Speichern so oft wiederholen, als ein Uebergang von einer Zelle zur anderen erforderlich ist. Das ist da, wo Zucker, Asparagin u. s. w. die Wanderbahnen erfüllen, nicht direct zu sehen, lässt sich aber in dem wiederholten Lösen und Wiederbilden der Wanderstärke unmittelbar verfolgen. Die Verwendung eines gewissen Energieaufwandes für derartige Operationen ist wohl verständlich, um andere Vortheile zu erringen, z. B. um die Anhäufung einer schädlichen Con-

centration ausserhalb des Protoplasten und einen Verlust durch Auslaugen thunlichst zu vermeiden.

Mit solcher Befähigung und Bethätigung ist natürlich auch eine räumliche Trennung verschiedener Stoffe, sowie eine weitgehende Einengung der Wanderstoffe auf bestimmte Bahnen ausführbar. Denn wenn die Stoffe nach dem Austritt aus dem Protoplast eine allseitige Verbreitung anstreben, so werden sie doch immer wieder, ebenso wie ein von Aussen zugeführter Körper, in die energisch speichernden Zellen zurückgeführt, und selbst denjenigen Zellen entrissen, in denen sie minder kräftig zurückgehalten werden. In analoger Weise entzieht z. B. die Keimpflanze die Reservestoffe dem Endosperm und bei einseitigem oder allseitigem Hungerzustand entreissen die jugendlichen (fortwachsenden) Organe die fehlenden Stoffe so energisch den älteren Blättern u. s. w., dass dadurch deren Absterben verursacht wird[1]). Ein derartiger Conflict ist offenbar auch die Ursache, dass u. a. die Wanderstoffe öfters auf das Phloem und das angrenzende Parenchym beschränkt bleiben, bei Ueberfülle sich aber in benachbarte Gewebe ausbreiten, also auch in diesen bis zu einem gewissen Grade gespeichert werden. Bei Mangel der Speicherung kommt es natürlich nicht zu einer merklichen Anhäufung. Es kann also z. B. nicht überraschen, dass in den Epithelzellen des Schildchens von Triticum vulgare Stärke und Glucose nicht nachweisbar sind, obgleich durch dieselben der Uebergang der Reservestoffe aus dem Endosperm vermittelt wird[2]). Wie hier die mangelnde Befähigung zur Stärkebildung die Ursache einer sog. unterbrochenen Bahn[3]) ist, so bleibt aus gleichem Grunde zuweilen im Urmeristem die Stärke- oder auch die Zuckeransammlung aus. Doch ist schon hervorgehoben (p. 589), dass in anderen Fällen ein solches Schwinden dadurch erzielt sein kann, dass unter normalen Verhältnissen der ausgiebige Consum eine genügende Anhäufung der zuwandernden Producte nicht zu Stande kommen lässt.

Allgemein werden also die Stoffwanderungsvorgänge durch den Stoffumsatz, durch eine vitale Thätigkeit regulirt. Durch diese ist auch der functionirende Apparat hergestellt und augenscheinlich ist der Organismus befähigt, die Durchlässigkeit des Protoplasten zeitweilig in verschiedener Weise zu modificiren. Ja es ist nicht unwahrscheinlich, dass der lebendige Protoplast durch active Thätigkeit nicht nur feste Partikel und Oeltröpfchen, sondern unter Umständen auch gelöste Körper hindurch schafft, die für sich nicht diosmiren. Uebrigens ist die Diosmose durchaus nicht allein von der Grösse der gelösten Molecüle abhängig, vielmehr werden u. a. verschiedene Colloide leicht aufgenommen und ausgegeben (vgl. Kap. IV).

Bei dem Stoffaustausch mit Nährlösungen u. s. w. kommt nur die besagte

---

1) Vgl. § 93, 106. — Der Entzug von Aschenbestandtheilen aus älteren Organen wurde festgestellt von C. Sprengel, Die Lehre vom Dünger 1839, p. 47. Hierher gehört auch der Umtrieb, der sich bei Kartoffeln abspielt, die beim Austreiben im Dunklen wiederholt Knollen bilden. Vgl. Schacht, Bericht über d. Kartoffelpflanze 1856, p. 6; Hanstein, Sitzungsb. d. niederrhein. Gesellsch. 3. Febr. 1871 u. s. w. — Ueber wechselseitige Entziehung von Wasser vgl. § 34.

2) Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 248.

3) Derartige Beobachtungen sind in den Arbeiten über Stoffwanderung von Sachs u. s. w. mitgetheilt. Vgl. u. a. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbüch. 1879, Bd. 8, p. 444.

Aufnahme und Ausgabe in Frage. Innerhalb der Gewebe ist ausserdem durch die Plasmaverbindungen eine Beförderung ohne Austritt aus dem Protoplasten denkbar. Ob indess die sehr feinen Plasmaverbindungen in ausgiebiger Weise speciell für den Transport der Nährstoffe nutzbar gemacht werden, ist fraglich und nicht gerade wahrscheinlich. Jedenfalls vermögen (eine permeable Wand vorausgesetzt) die Zellen einen genügend schnellen Stoffaustausch mit der todten Umgebung zu unterhalten, und durch Zusammenwirken von Ausgabe einerseits und Aufnahme andererseits ist somit eine zureichende Beförderung von Zelle zu Zelle erreichbar. Nur auf diese Weise wird u. a. die grosse Menge der Nährstoffe aus dem Endosperm in den Embryo spedirt. Dieser Uebergang geht auch dann schnell von statten, wenn durch Einschalten eines Stückchens Fliesspapier oder einer dünnen Gipsschicht der directe Contact zwischen Schildchen und Endosperm des Maissamens aufgehoben ist. Wie aber allgemein morphologisch gleichwerthige Organe in verschiedener Weise ausgebildet und ausgenutzt werden, so sind offenbar die gröberen Plasmaverbindungen in den Siebröhren in ausgedehnter Weise dem Stofftransport dienstbar gemacht. Zu diesen Elementarorganen genügt aber auch schon ein geringer vielseitiger Ueberdruck, um eine Massenbewegung durch die Siebplatte zu verursachen. (Näheres vgl. § 20.)

Da die Diffussion nur eine sehr langsame Ausbreitung erzielt, so ist für die schnelle Beförderung eine mechanische Fortführung und Mischung von höchster Bedeutung. Denn wenn ein Körper sogleich nach seinem Eintritt durch Mischbewegungen in der ganzen Zelle verbreitet wird, so fordert eigentlich nur der Uebergang zur nächsten Zelle (gleichviel ob er diosmotisch oder durch die Plasmaverbindungen erfolgt) einigen Zeitaufwand. In einer Bahn aus längsgestreckten Elementen wird also bei gleicher osmotischer Befähigung ein Körper schneller befördert werden, als in einem kurzzelligen Parenchym, in welchem viel häufiger Querwände zu durchwandern sind. Vielleicht bewirken schon diese Verhältnisse, dass die Fernleitung hauptsächlich dem Phloem zufällt (§ 106), in welchem zudem die Perforation der Siebplatten eine weitere Begünstigung gewährt.

Innerhalb der Zellen dürfte eine genügend schnelle Mischung schon durch mechanische Beugungen, durch Temperaturschwankungen, durch Variation des Turgors, der Gewebespannung u. s. w. herbeigeführt werden. In ausgezeichneter Weise wirken natürlich auch Protoplasmaströmungen, die aber unter normalen Verhältnissen in sehr vielen Zellen, gewöhnlich auch in den Leitbahnen des Phloems fehlen. Somit vermögen diese Pflanzen die nöthige Stoffwanderung auch ohne Mithilfe auffälliger Plasmaströmungen zu vollbringen, die mit Unrecht von de Vries[1]) als nothwendiges und entscheidendes Bewegungsmittel angesprochen wurden. Uebrigens kommen die Plasmaströmungen, wo sie vorhanden sind,

1) De Vries, Bot. Ztg. 1885, p. 1. — Dagegen habe ich die hohe Bedeutung der mechanischen Mischung in einer unserer Darstellung conformen Weise dargelegt in Landwirthsch. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 111. Vgl. auch Pfeffer, Energetik 1891, p. 269, sowie § 20 u. 22 dieses Buches. — de Vries schloss nach den Beobachtungen an Schnitten auf Allgemeinheit der Protoplasmaströmungen, weil er übersah, dass diese in sehr vielen Fällen erst durch die Verletzungen veranlasst, d. h. bis zur Auffälligkeit gesteigert werden. Vgl. hierüber Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 173. Ueber Fehlen d. Plasmaströmung i. d. Siebröhren siehe Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 322. Näheres über die fraglichen Reizreactionen d. Protoplasmas in Bd. II.

zunächst nur für die schnelle Verbreitung der Stoffe innerhalb der Zelle in Betracht. Denn augenscheinlich befindet sich die Masse der feinen Verbindungsfäden in Ruhe und jedenfalls nicht in einer so lebhaften Bewegung, wie sie nöthig wäre, um auf diesem Wege grosse Stoffmengen mit dem Protoplasma von einer zur anderen Zelle zu befördern[1]). Selbst durch einen erheblichen einseitigen Druck wird in diesen überaus feinen Kanälchen keine auffällige Massenströmung bewirkt. Eine solche kommt indess leicht durch die viel gröberen Poren der Siebplatte zu Stande, wie schon der Ausfluss des Inhalts aus den angeschnittenen Siebröhren beweist. In der intacten Pflanze wird aber vermuthlich mit dem Wechsel der Druckverhältnisse die Siebplatte bald in der einen, bald in der anderen Richtung durchwandert. Ein solches Hin- und Herbewegen ist auch durchaus geeignet, um den Durchtritt auch der nicht diosmirenden Stoffe zu beschleunigen und im Verband mit den Mischungsbewegungen in den Siebröhrengliedern eine schnelle Beförderung der Inhaltsstoffe nach beiden Richtungen zu erzielen. Das zu vollführen, ist eine Aufgabe der Siebröhren und überhaupt der Leitbahnen des Phloems, und es würde nur von Nachtheil sein, wenn eine einseitige Strömungsbewegung (wie in der Wasserbahn) eine entgegengesetzt gerichtete Stoffbewegung erschwerte oder verhinderte.

Die Beschleunigung von Zufuhr und Abfuhr ist stets nur ein allerdings sehr wichtiges Hilfsmittel im Dienste der zu versorgenden Zellen. Denn der eigentliche Austausch dieser wird durch die eigenen Thätigkeiten und Fähigkeiten regulirt, die in Wechselwirkung mit der Aussenwelt, also auch mit den übrigen Zellen und Organen der Pflanze in verschiedenem Maasse in Bewegung gesetzt und in Anspruch genommen werden. Durch diese verwickelten Beziehungen und die damit verknüpften Reactionen und Gegenreactionen wird das regulatorische und correlative Walten und Wirthschaften erreicht, dessen Wesen und Ursachen wir, soweit es derzeit möglich ist, in § 93 zu schildern suchten. An dieser Stelle ist u. a. mitgetheilt (vgl. auch § 612), dass isolirte Endosperme, Cotyledonen, Rhizomstücke, Zwiebelstücke etc. selbstthätig ihre Reservestoffe mobilisiren und endlich ganz an Wasser abgeben, wenn für dauernde Entfernung der austretenden Stoffe gesorgt ist. Denn schon eine mässige Anhäufung der austretenden Stoffe übt eine umstimmende Reizwirkung aus, durch welche diese Entleerungsthätigkeit der Zelle sistirt wird. In diesem Falle wird das offenbar durch die Einstellung der Production der diosmirenden Substanzen verursacht. Da aber der Protoplast auch seine diosmotischen Eigenschaften, überhaupt seine Speditionsthätigkeit zu modificiren versteht, so lässt sich nicht ohne weiteres sagen, ob auf diesem oder auf dem zuerst genannten Wege bewirkt wird, dass, wie Puriewitsch[2]) beobachtete, die Entziehung von Sauerstoff, sowie die Narkotisirung durch Aether oder Chloroform die Entleerung des Endosperms von Mais und Weizen u. s. w. verhindert. Ebenso ist Czapek's[3]) Beobachtung, dass die Chloroformirung eines Blattstielstückes die Stoffwanderung in den Leitungsbahnen sistirt, in causaler Hinsicht mehrdeutig. Ein bestimmter Rück-

1) Vgl. Pfeffer, Energetik 1891, p. 272. Czapek, Bericht. d. Bot. Gesellsch. 1897, p. 128 (Sitzungsb. d. Wien. Akadem. 1897, Bd. 106, Abth. I, p. 155). Die Discussionen von Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1893, p. 36) ändern nichts an der dargestellten Sachlage.

2) Puriewitsch, Bericht. d. Bot. Gesellsch. 1896, p. 210.

3) Czapek, ebenda 1897, p. 128 (Sitzungsb. d. Wien. Akad. l. c.)

schluss kann auch nicht daraus abgeleitet werden, dass durch Narkotisiren oder durch die Entziehung von Sauerstoff der Austausch und die Speicherung der Anilinfarben, sowie gewisser anderer Stoffe nicht aufgehoben wird[1]. Aus der Fortdauer der Stoffwanderung in den plasmolysirten Leitungsbahnen (Czapek, l. c.) folgt zunächst nur, dass es zur Vollführung dieser Function der Turgorspannung nicht bedarf.

Ohnehin wird das Zusammenwirken und Zusammenarbeiten lebendiger Zellen und Gewebe nicht nur durch die Entziehung von Stoffen, sondern sicherlich in mannigfachster Weise durch directe und auslösende Wirkungen regulirt. Zu den directen chemischen Wirkungen zählt u. a. die Secretion von Enzymen (überhaupt von lösenden Stoffen), die vielfach benutzt wird, um die Nährstoffe todter Massen, sowie anderer Organismen und anderer Organe desselben Organismus zu lösen und zugänglich zu machen (§ 65, 91). Auf diese Weise wirken auch bei vielen, ja vielleicht bei allen Keimlingen die Saugorgane gegen das Endosperm, und zwar auch bei den Gramineen, deren isolirtes Endosperm zu selbstthätiger Entleerung befähigt ist (§ 95, 109).

Durch das Zusammengreifen der bestimmenden und begünstigenden Factoren kann natürlich eine einseitig gerichtete Stoffwanderung auch dann bewirkt werden, wenn die Bahnen ebenso gut zu der entgegengesetzten Leitung befähigt sind. Das scheint für die typische Leitbahn des Phloems zuzutreffen, die thatsächlich nicht selten in entgegengesetzter Richtung in Anspruch genommen wird (§ 106). Ferner vermögen Endosperme und Cotyledonen die Reservestoffe sowohl in normaler, als in inverser Richtung zu entleeren und die energische Wanderung nach der wachsenden Keimpflanze hindert z. B. nicht, dass das auf der Rückenseite angeschnittene Endosperm des Maises gleichzeitig die Wanderstoffe reichlich in entgegengesetzter Richtung abgiebt (Hansteen, Puriewitsch). Uebrigens haben die plastischen Stoffe während der Füllung und Entleerung gerade entgegengesetzte Richtungen einzuhalten. Wenn aber die Wiederfüllung der entleerten Reservemagazine mehr oder minder gut bei Rhizomen, Zwiebeln, Cotyledonen, aber nicht bei dem Endosperm der Gräser gelang[2], so ist (abgesehen von der geringen Beweiskraft dieser negativen Resultate) wohl zu beachten, dass die Endosperme mit der Abgabe der Reservestoffe ihre functionelle Aufgabe vollbracht und damit vielleicht die Befähigung zur ferneren Thätigkeit verloren haben.

Ein zweckentsprechender Bau ist natürlich immer eine unerlässliche Voraussetzung für die Functionstüchtigkeit des Organismus, und so ist im speciellen auch der Aufbau der Leitbahnen, sowie deren Verkettung unter sich und mit den übrigen Elementen von höchster Bedeutung für eine zureichende Aufnahme und Beförderung der nothwendigen Nährstoffe. Schon durch den Anschluss der Blattspurstränge kann der Weg verlängert werden, den die aus dem Blatte kommenden plastischen Stoffe zu durchlaufen haben, um nach der Spitze des Sprosses zu gelangen. Ferner wird die relative Begünstigung der Längsleitung in gestreckten Elementen gesteigert, wenn die Seitenwände z. Th. an Luftkanäle stossen oder aus weniger permeabler Substanz aufgebaut sind. Dieses Mittels,

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1896, Bd. II, p. 284. Vgl. § 16, 17.
2) Puriewitsch, l. c., p. 211.

insbesondere der Cuticularisirung und Verkorkung bedient sich ja die Pflanze in ausgedehnter Weise zur Eindämmung des Verkehres mit der Aussenwelt (§ 21) und in gleichem Sinne haben offenbar im Inneren die verkorkte Endodermis oder andere wenig durchlässige Gewebeschichten zu functioniren[1]).

Ferner wird durch die Umkleidung mit Kork und Cuticula erreicht, dass den Organen, die mit Wasser in Berührung kommen, die nutzbaren Nährstoffe nicht entzogen werden. In der That scheint allein auf diese Weise bei Rüben, Zwiebeln, Rhizomen dem Auslaugen in einer praktisch zureichenden Weise vorgebeugt zu sein. Wenigstens gab in den von Puriewitsch[2]) angestellten Versuchen z. B. das abgeschnittene Schuppenblatt der Küchenzwiebel durch die Cuticula keine merkliche Menge von Zucker an Wasser ab, während durch die Schnittfläche eine völlige Entleerung des magazinirten Zuckers erzielt wurde. Kork und Cuticula fallen indess bei den jungen Wurzeltheilen hinweg, für die eine gute Austauschfähigkeit eine Nothwendigkeit ist. In der That tritt aus der Keimwurzel Zucker u. s. w. aus, wenn durch Eingipsen das Wachsen verhindert und dadurch eine Anhäufung der zuströmenden plastischen Stoffe verursacht ist. Somit mag normaler Weise die Vermeidung eines Ueberflusses durch den energischen Consum, ferner die Zuleitung und die transitorische Speicherung in dem Phloem und in den Binnengeweben und (bei transspirirenden Pflanzen) die einwärts gerichtete Wasserbewegung einem Verluste aus den Wurzeln vorbeugen. Indess dürften noch andere Momente in Betracht kommen, und vielleicht ist den Zellen der intacten Wurzelspitze durch Wasser überhaupt nichts von den transitorisch gespeicherten Stoffen zu entziehen. Ein solches specifisches Verhalten ist nicht nur möglich, sondern z. B. geradezu nothwendig, um den Verlust der gespeicherten Stoffe aus Algenfäden zu verhindern. Denn wenn diese sich ähnlich wie Endosperme verhielten, so würde eine baldige Entleerung der zuweilen reichlich angehäuften Stärke die nothwendige Folge sein. Uebrigens lehrt auch der dauernde Verbleib des gespeicherten Methylenblaus, dass das Auslaugen eines Stoffes völlig vermieden sein kann, der unter anderen Umständen leicht in das Wasser übertritt, nämlich stets, sobald durch äussere Einwirkung oder durch die Thätigkeit der Pflanze für die zeitlich minimale, aber continuirliche Production einer diosmirenden Verbindung gesorgt ist[3]). Bei der leichten Permeabilität der Aussen- und Innenwandung eines Algenfadens würde auch der diosmotische Uebergang von Zucker etc. von einer zur anderen Zelle kaum ohne ansehnlichen Verlust zu bewerkstelligen sein. Nähere Studien müssen entscheiden, ob in diesen und anderen Fällen ein Verlust durch besondere Mittel vermieden ist, oder ob zur Erreichung dieses Zieles der Uebergang von Zelle zu Zelle durch die Plasmaverbindung vermittelt wird.

Die in § 106 geschilderten thatsächlichen Wandervorgänge suchte ich 1876[4]) auf die bedingenden, bewirkenden und beschleunigenden Factoren und Ursachen zurückzuführen. Auf dieser Darlegung fussen im wesentlichen obige Auseinandersetzungen, aus welchen zu ersehen ist, dass eine scharfe Unter-

---

1) Vgl. Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 298 ff.
2) Mittlerweile veröffentlicht in Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 31, p. 1.
3) Pfeffer, l. c., p. 286. Vgl. § 16, 22.
4) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 111.

scheidung der wirklich wandernden und der transitorisch magazinirten Stoffe derzeit nicht durchführbar ist. Denn auch für die einzelne Zelle ist es z. B. noch fraglich, ob die Speicherung des Zuckers, des Asparagins u. s. w. durch die Erzeugung irgend einer nicht diosmirenden Verbindung, der Austritt also durch die Zerspaltung dieser Verbindung bewirkt wird, oder ob diese und andere gelöste Stoffe ohne eine chemische Veränderung durch die Activität des Protoplasten je nach Umständen einseitig nach Innen oder nach Aussen befördert werden (Kap. IV). Jedenfalls ist empirisch, insbesondere auch durch den Austritt in Wasser, festgestellt, dass ausser Glycose u. a. Rohrzucker, dass ferner z. B. Asparagin, gewisse Proteinstoffe u. s. w. den lebendigen Protoplasten und die Zellhaut passiren, und dass die Zelle auch fettes Oel aufzunehmen versteht (§ 16, 17). Diese Stoffe vermögen also durch Combination der Ausgabe und Aufnahme eine diosmotische Wanderung zu vermitteln. Dass dieselben in allen Pflanzen in diesem Sinne functioniren, kann indess nicht gefolgert werden, da abgesehen von den specifischen Eigenthümlichkeiten, die Befähigungen nicht immer und zudem in sehr mannigfacher Weise im Dienste der Pflanze nutzbar gemacht werden. Wird also bei bestimmten Pflanzen das als Reserve aufgespeicherte fette Oel mit dem Mobilisiren in Glycose verwandelt, so schliesst das nicht aus, dass das Oel, da wo es eine Wanderbahn erfüllt, als solches wandert (z. B. bei Keimlingen von Linum usitatissimum, Cannabis sativa, Papaver somniferum, Allium cepa[1]). Ferner ist ein diosmotischer Austausch für den Rohrzucker nachgewiesen, der aber in der Zuckerrübe nicht als solcher den austreibenden Stengeln und Blättern zugeleitet wird. Ebenso können also sehr wohl die Proteinstoffe als solche wandern, obgleich dieselben öfters zu Translocationszwecken unter Bildung von Amiden, bei Pangium edule unter Bildung von Cyanwasserstoff zerspalten werden (§ 80). In diesen Erwägungen ist es völlig verständlich, dass in den Leitbahnen und ebenso in Reservestoffbehältern wanderungsfähige Körper neben solchen Stoffen gespeichert werden, die wie die Stärke ohne eine chemische Metamorphose nicht beförderbar sind. Ist somit eine sichere Abgrenzung von Wanderstoffen und Reservestoffen unmöglich, so lässt sich doch nicht verkennen, dass manche Körper vorwiegend zur Füllung von Reservebehältern verwandt werden (vgl. § 109), während in den Wanderbahnen sehr häufig die schon § 106 genannten Verbindungen auftreten.

§ 109. Specielle Fälle.

Können wir naturgemäss nicht auf die mannigfachen speciellen Eigenthümlichkeiten der Wanderungs- und Speicherungsvorgänge eingehen, so scheint es doch wünschenswerth, auf einige besonders häufige Verhältnisse und auf die hauptsächliche Specialliteratur hinzuweisen.

In der Oekonomie der Pflanzen wird durch die Stoffwanderung bekanntlich nicht nur der augenblickliche Consum gedeckt, sondern sehr häufig eine mehr oder minder grosse Menge von Nährstoffen angehäuft, die früher oder später

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, p. 57; Jahrbüch. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 218, 251. R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 342; Leclerc du Sablon, Rev. général d. Botan. 1895, Bd. 7, p. 149.

zur Verwendung kommt. Indess besteht kein bestimmter Unterschied zwischen den Körpern, die sich nur vorübergehend ansammeln, und denen, die eine längere Ruhezeit durchzumachen pflegen. Denn diese wird bei Schaffung der geeigneten Verhältnisse und Bedürfnisse abgekürzt oder ganz vermieden, während andererseits ein normaler Weise transitorisch angesammelter Körper bei Hemmung der Thätigkeit lange intact bleibt. Natürlich müssen alle Pflanzen und abgelösten Pflanzentheile, die erst nach Erreichung eines gewissen Entwickelungsstadiums befähigt sind, ihre Nahrung selbstthätig aufzunehmen und zu bereiten, mit einer zureichenden Menge von Reservematerial ausgestattet sein. Dieses muss also z. B. genügen, um der Keimpflanze mindestens die Entwickelung einer Wurzel und eines assimilirenden Blattes zu gestatten, und nur auf Kosten von Reservematerial vermag ein Baum im Frühjahr sich wiederum mit grünen Blättern zu schmücken.

Gewöhnlich ist in den Pflanzen mehr Reservematerial aufgespeichert, als zur unerlässlichen ersten Erstarkung nothwendig ist. Desshalb kommen auch unreife Samen, die nur eine geringe Menge von Reservestoffen enthalten, noch zur Entwickelung[1]. Auch gelingt es nach partieller oder totaler Entfernung des Endosperms (Mais u. s. w.) oder der Samenlappen (Bohne, Helianthus u. s. w.) aus dem verstümmelten Embryo eine Pflanze zu erziehen. Das gelingt aber bei zu weitgehender Beraubung nicht mehr, weil der Embryo nunmehr nach einem geringen Wachsthum den Hungertod stirbt[2]. Analoge Resultate erhält man, wenn man Knospen, z. B. Kartoffelaugen mit winzigen oder ansehnlicheren Stücken isolirt und zum Versuche verwendet. In allen diesen Fällen macht sich in dem kümmerlichen Wachsen und in dem meist erheblichen Zurückbleiben deutlich bemerklich, wie wesentlich zur Kräftigung und zum günstigen Gedeihen ein reichlicher Vorrath von Reservematerial ist. Die hierdurch begünstigten Pflanzen pflegen desshalb ihre Ueberlegenheit in der ganzen sommerlichen Vegetationsperiode sowie im Erntegewicht zu behaupten und werden bei freier Concurrenz im allgemeinen die schwächlichen Individuen überwuchern und unterdrücken.

Der Regel nach bringen es übrigens die Keimpflanzen mit ihrem normalen Reservematerial zur Entfaltung mehrerer Blätter, so dass noch vor Verbrauch der Reservestoffe die zureichende Production von plastischen Stoffen durch die Kohlensäureassimilation hinzukommt. Immerhin stellt sich öfters, insbesondere bei Samen mit wenig Reservematerial ein Stadium ein, in welchem nur geringe Mengen disponibler Nährstoffe in der Pflanze zu finden sind und eine gewisse

---

1) Literatur bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 339. Ausserdem Sagot, Bot. Jahresb. 1874, p. 831.

2) Solche Versuche wurden schon angestellt von Malpighi, Opera omnia 1687, p. I, 109, u. Opera posthuma 1698, p. 86. — Aeltere Lit. vgl. Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 594. Weitere Versuche aus jüngerer Zeit finden sich bei Sachs, Keimung d. Schminkbohne (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 84, u. Bot. Ztg. 1862, p. 148); van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1873, V. sér., Bd. 17, p. 206; Blociszewski, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 6, p. 146; G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 28; Brown u. Morris, Bot. Ztg. 1892, p. 462; Mesnard, Annal. d. scienc. naturell. 1893, VII. sér., Bd. 18, p. 296; Hansteen, Flora 1894, Ergzbd. p. 128 u. s. w.

Retardirung des Wachsens eintritt. Eine solche vorübergehende Nahrungsarmuth pflegt dagegen bei dem Austreiben von Bäumen, Zwiebeln, Knollen nicht einzutreten. Die Bäume enthalten unter normalen Verhältnissen nach der Belaubung genügend Reservematerial, um nach Entfernung der Blätter durch Frost, Menschenhand oder Insectenfrass nochmals Knospen zur Entwickelung zu bringen. Auch die Kartoffelknolle behält nach der Entwickelung der oberirdischen Sprosse eine ziemliche Menge von Reservestoffen, welche durch die Stolonen in die sich ausbildenden jungen Knollen wandern[1]).

Begreiflicher Weise sind indess die Nährstoffe nicht immer in einem solchen Verhältniss vereint, dass ohne Zufuhr von Aussen ein gleichzeitiger Consum aller zusammenwirkender Körper erreicht wird. So findet sich in dem Samen der Lupine und anderer Leguminosen verhältnissmässig zu wenig stickstofffreies Material, da in den Keimpflanzen massenhaft Asparagin angehäuft bleibt, wenn die photosynthetische Production organischer Substanz verhindert ist (§ 80). Ferner hat ein unzureichender Vorrath von einem oder einigen Aschenbestandtheilen im Samen zur Folge, dass eine Keimpflanze im Dunklen oder in kohlensäurefreier Luft in Wasser es nicht so weit bringt, als in anorganischer Nährlösung. Das wurde u. a. von Godlewski[2]) für Raphanus beobachtet und erwähnt ist schon (§ 74), dass Ca zuweilen in unzureichender Menge im Samen enthalten ist. Abweichende Resultate können indess nicht auffallen, da die Anhäufung bei thunlichster Beschränkung der Zufuhr vermindert wird. In dem benutzten Kleesamen fand de Vries[3]) alle Aschenbestandtheile in genügender Menge vertreten.

Obgleich gewisse Pflanzen mit Eiweissstoffen als einziger organischer Nahrung gedeihen, so sind doch durchgehends als Reservematerial gleichzeitig stickstoffhaltige und stickstofffreie Verbindungen und zwar die letzteren zumeist in grösserer Menge gespeichert (§ 79). Die hauptsächlich vorkommenden Reservestoffe sind bereits früher (Kap. VIII) namhaft gemacht, und bei dieser Gelegenheit ist auch hervorgehoben, dass und warum es keinen generellen, d. h. für alle Pflanzen nothwendigen Reservestoff giebt. Als stickstofffreies Reservematerial (§ 82) findet man besonders häufig (allein oder gleichzeitig) Stärke, Dextrose, Lävulose, fettes Oel, Rohrzucker. Wenig verbreitet ist z. B. Inulin, das aber in den perennirenden subterranen Organen der Compositen öfters der vorwiegende Reservestoff ist. Eine soche Einschränkung auf bestimmte Pflanzen und Pflanzengruppen kommt nicht selten vor. So scheint u. a. Glycogen (p. 474) eine Rolle bei verschiedenen Pilzen zu spielen, während Reservecellulose (§ 83) hauptsächlich in dem Samen verschiedener Pflanzen vorkommt. Ausserdem functioniren in gewissen Pflanzen als Reservestoffe Mannit, Trehalose, Schleime, Pectinstoffe und andere Kohlenhydrate (§ 82, 83), ferner organische Säuren (bei Crassulaceen u. s. w. § 85), u. a. Der Stickstoff wird besonders in Form von Proteinstoffen und Amiden (Asparagin, Glutamin, Leucin u. s. w.) magazinirt. In den Samen sind fast allein Eiweissstoffe enthalten, während in Knollen, Zwiebeln,

1) de Vries, Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 510.

2) Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 99. Vgl. auch Prantl, Bot. Ztg. 1881, p. 771 (Prothallien).

3) de Vries, Landwirthsch. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 510.

den Rhizomen, überhaupt in nicht austrocknenden Pflanzentheilen nicht selten 40 bis 70 Proc. des Stickstoffvorraths auf Amide oder z. Th. auf andere Verbindungen fallen, unter denen zuweilen Salze des Ammoniums oder der Salpetersäure in erheblicher Menge auftreten (§ 79). Die Aschenbestandtheile sind z. Th. als Salze, z. Th. als organische Verbindungen magazinirt. In Form solcher Verbindungen, welche nicht wie die freien Ionen reagiren, ist in den Samen fast die Gesammtmenge von P, S, Fe vorhanden, während in dieser Weise in Zwiebeln, Knollen u. s. w. nur ein gewisser Theil gebunden zu sein pflegt (§ 74).

Ausgenommen die Reservecellulose pflegen die Nährstoffe in dem lebendigen Protoplasten gespeichert zu sein. In diesem entsteht und verharrt die Stärke, während das fette Oel mit der Anhäufung reichlich in den Zellsaft secernirt wird. In diesem befinden sich überhaupt zum grössten Theil die löslichen Stoffe, auch die Reserveproteinstoffe, die bei massenhafter Ansammlung theilweise amorph oder auch als Krystalloide ausgeschieden werden (vgl. § 78). Die Verwendung unlöslicher oder colloidaler Körper ist offenbar wesentlich, um eine grosse Ansammlung ohne eine zu weitgehende Turgorsteigerung zu ermöglichen (§ 24). In diesem Sinne wirkt schon die Condensation zu löslichen Polysacchariden, die aber nicht allgemein zur Herstellung eines nicht diosmirenden Kohlenhydrats nothwendig ist, da z. B. in der Küchenzwiebel u. s. w. Glycose reichlich gespeichert wird. Uebrigens trifft man in den normaler Weise austrocknenden Organen, soweit bekannt, nur geringe Mengen löslicher Krystalloide, deren Vermeidung wohl darauf berechnet ist, einer schädigenden Wirkung durch zu hohe Concentrirung vorzubeugen. Gewöhnlich finden sich in den austrocknenden Reservespeichern neben Proteinstoffen vorwiegend Stärke und Oel oder beide zugleich. Im allgemeinen scheint Fett bevorzugt zu sein, da nach Nägeli[1]) ca. $^9/_{10}$ aller Phanerogamen ölhaltige Samen besitzen. In diesen füllt das Oel die Räume zwischen den Proteinkörnern aus, die ausser den amorphen oder krystallinischen Eiweissmassen in den Globoiden Körper einschliessen, in welchen eine sehr phosphorsäurereiche organische Verbindung des Mg (und Ca) gespeichert ist[2]).

Allerdings ist fettes Oel allgemein verbreitet und zuweilen in saftigen Organen, so in den Knollen von Cyperus esculentus, als Reserve deponirt. Immerhin lässt die bevorzugte Verwendung des Fettes in Samen, Sporen u. s. w. vermuthen, dass es für diese Organe gewisse Vortheile gewährt. Abgesehen davon, dass die Durchtränkung mit Oel vielleicht die Austrocknungsfähigkeit begünstigt, ist bei Verwendung von Fett in einem gegebenen Raume ein grösserer Energievorrath (Verbrennungswärme) untergebracht als bei Speicherung von Kohlenhydraten (§ 96). Dieses ist aber von Vortheil für Organe, die das nöthige Ernährungs- und Betriebsmaterial in möglichst condensirter Form enthalten sollen. Die hierdurch erzielte Reduction des Volumens ist wiederum vortheilhaft für die Samen, Sporen u. s. w., die durch Wind u. s. w. verbreitet werden.

---

1) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 536.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 429. Ueber Proteinkörner vgl. ferner die § 79 citirte Literatur. Ueber Phosphorsäure vgl. § 74. — Ueber anderweitige Krystalloide vgl. Zimmermann, Beiträge z. Morpholog. u. Physiol. 1893, p. 54.

Diese und ähnliche Fragen darf man indess mit Rücksicht auf die vielseitigen Anpassungen und Aufgaben nicht von einem einseitigen Standpunkte aus betrachten und beurtheilen. Ein solcher könnte u. a. dahin führen, den vorkommenden Körper als den einzig guten oder doch den besten Nährstoff oder Reservestoff anzusprechen, obgleich schon die wechselseitige Vertretung der Reservestoffe in verschiedenen Organen derselben Pflanze und selbst in benachbarten Zellen das irrige einer solchen Schlussfolgerung kennzeichnet. Auch ist eine langsamere oder schnellere Entwickelung sowohl bei Vorhandensein von Zucker, Stärke oder auch von Oel oder Reservecellulose möglich und bekannt. Thatsächlich ist die genügende Versorgung mit Nahrung zunächst nur nothwendig, um die angestrebte Entwickelungsthätigkeit zu ermöglichen. Demgemäss bewahren Küchenzwiebel, Zuckerrübe u. s. w. trotz des grossen Vorraths an Zucker ebenso gut ihre Winterruhe, als die mit Stärke versehenen Kartoffeln oder Bäume, bis endlich mit dem Erwachen der Thätigkeit und in Abhängigkeit von dieser die Mobilisirung der Reserven schneller oder langsamer fortschreitet (vgl. Bd. II).

An anderer Stelle (§ 78) ist bereits besprochen, dass und warum die plastischen Stoffe, also auch die Reservestoffe, von den Baustoffen des Körpers der Regel nach, aber doch nicht unbedingt verschieden sind, dass ferner beliebige Zellen je nach Umständen und Fähigkeiten vorübergehend oder auf längere Zeit gewisse Stoffe speichern. Zu diesem Zwecke bedarf es also der Ausbildung besonderer Speicherorgane und Speicherzellen nicht, die indess naturgemäss und in angemessener Weise mit der Formirung von Samen, Knollen, Zwiebeln, überhaupt mit der Herstellung besonderer Fortpflanzungs- und Erhaltungsmittel in Erscheinung treten [1]). Ebenso ist es verständlich, dass auch im Baumstamme vorwiegend bestimmte Gewebe zur Deponirung von Reserven dienen.

Keimung der Samen. Sehr durchsichtige Beispiele für das Mobilisiren und Transportiren der Reserven bietet die Entwickelung der Keimlinge, auf die vielfach bei der allgemeinen Behandlung der Stoffmetamorphosen und der Stoffwanderung Bezug genommen wurde. Hier müssen wir uns indess mit einem Hinweis auf einige Fälle begnügen, ohne indess auf die Quellung, sowie auf die morphologischen und ökologischen Vorgänge einzugehen [2]).

Die Reservestoffe sind bekanntlich entweder in dem Embryo, namentlich in den Cotyledonen aufgespeichert, oder finden sich zum grösseren oder geringeren Theil in dem Sameneiweiss (Endosperm und Perisperm). Die Samenlappen sind entweder dazu bestimmt, fernerhin als grüne Blätter zu functioniren, oder dienen nur als Reservebehälter oder als Saugorgane, die den Uebergang der Reservestoffe aus dem Sameneiweiss vermitteln. Dieselbe Familie kann übrigens Arten mit ergrünenden (z. B. Lupinus Fig. 68) und nicht ergrünenden Samenlappen (z. B. Phaseolus) umschliessen. Letztere treten natürlich aus dem Boden hervor, in welchem die nicht ergrünenden Cotyledonen vielfach verborgen bleiben.

Die Ueberführung der Nährstoffe aus dem Sameneiweiss wird durchgehends

---

1) Vgl. Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 345.

2) Vgl. Klebs, Beobacht. a. d. Bot. Institut z. Tübingen 1885, Bd. I, p. 536; Lubbock, Contribut. to our knowledge of Seedlings 1892; H. Haberlandt, Schutzeinrichtung d. Keimpflanze 1877; Nobbe, Samenkunde 1876.

durch den Samenlappen oder die Samenlappen vermittelt. Diese (c Fig. 69) umfassen bei Mirabilis Jalapa wie eine hohle Hand das Endosperm, nach dessen Ausnutzung sich der als Saugorgan wirkende Samenlappen als grünes Laubblatt entfaltet. Die gleichfalls ergrünenden Cotyledonen von Ricinus streifen das Endosperm ab, von dem sie zuvor wie von einer Tasche umschlossen werden. Ebenso zieht sich die Spitze des als Laubblatt functionirenden Samenlappens von Allium cepa aus dem Sameneiweiss, nachdem sie die Reservestoffe dieses in die Keimpflanze übergeführt hat. Bei Mais und bei den übrigen Gräsern st der Samenlappen als ein Schildchen (s. Fig. 70) entwickelt, das die Nähr-



Fig. 68. Keimpflanze von Lupinus luteus. Durch den punktirten Horizontalstrich ist das Niveau des Culturbodens angedeutet.

Fig. 69. Keimpflanze von Mirabilis Jalapa.

Fig. 70. Junge Keimpflanze von Zea Mais im medianen Längsschnitt.

stoffe aus dem Endosperm (*e*) aufzunehmen und nur als Saugorgan zu functioniren hat. Während in diesem Falle das Schildchen sich nicht vergrössert, wächst die Spitze des Samenlappens der Dattel während des Aussaugens und Zusammenpressens des Endosperms allmählich zu einem Saugorgan heran, das schliesslich fast den ganzen Samen ausfüllt[1]).

1) Näheres bei Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, p. 210; Annal. d.

Da die Reserven in lebendigen Geweben[1]) deponirt sind, so kommen für die causale Erklärung des Mobilisirens und Entleerens alle die Beziehungen, Wechselwirkungen und Regulationen in Frage, von denen in § 93 die Rede war. Demgemäss kann nur von Fall zu Fall entschieden werden, inwieweit in dem Endosperm oder in dem Embryo die nöthigen Umsetzungen selbstthätig oder erst unter dem directen oder auslösenden Einfluss der übrigen Pflanze eingeleitet werden. Zur vollen Durchführung bedarf es aber sehr gewöhnlich einer Ableitung der Umsetzungsproducte und sofern diese schon bei geringer Anhäufung einen Stillstand verursachen, kommt es in den isolirten Endospermen oder Cotyledonen zu keinem merklichen Umsatz. Desshalb sprach aber doch van Tieghem[2]) mit Unrecht den Endospermen von Gramineen, Phoenix u. s. w. eine eigene Activität ab. Denn durch continuirliche künstliche Ableitung der Producte lässt sich, wie die in meinem Institut von Hansteen[3]) ausgeführten Untersuchungen ergaben, zum Theil eine völlige Entleerung dieser sog. inactiven Endosperme und Samenlappen erzielen. Natürlich wird durch selbstthätiges Wachsen (z. B. des Endosperms von Ricinus[4]) eine eigene Activität angezeigt, die auch in den isolirten Organen im allgemeinen von einem auffälligen Stoffumsatz begleitet ist. Ein solcher ist indess auch ohne Wachsthum möglich, nämlich wenn entweder die Umsatzproducte nicht sogleich hemmen oder ihre hemmende Wirkung durch eine weitere Verwandlung oder Speicherung beseitigt wird. Die Erfahrungen mit isolirten Organen kennzeichnen aber nur die potentiellen Fähigkeiten, die aber, was wohl zu beachten ist, in den intacten Pflanzen nicht oder doch nicht im vollen Umfang in Anspruch genommen werden und werden müssen (§ 4).

Näher untersucht wurden u. a. die Samen der Gramineen, deren Endosperm nicht wächst und im isolirten Zustand inactiv erscheint. Mit dem Ableiten der Producte in Wasser bewirkte aber Hansteen (l. c.) eine völlige Entleerung der Endosperme von Hordeum vulgare und Zea Mays, indem er an Stelle des wegpräparirten Schildchens (s. in Fig. 70) ein Gipssäulchen angoss und dieses in Wasser stellte (vgl. § 93). Uebrigens wird ohne dieses Verbindungsmittel, also bei directem Contact mit Wasser, dasselbe Resultat erhalten, sofern nur das übrige Endosperm mit Luft in Berührung steht und auf diese Weise genügend mit Sauerstoff versorgt wird[5]). Da dieser Erfolg bei völligem Ausschluss von

Jardin Bot. d. Buitenzorg 1893, Bd. 12, p. 111; Tschirch, ebenda 1891, Bd. 9. p. 179; Hirsch, Bot. Jahresb. 1890, p. 660; Klebs, l. c., p. 561; Ebeling, Flora 1885, p. 191; Schlickum, Bibliothec. Botan. 1896, Heft 35.

1) Vgl. Bredow, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 349; Zimmermann, Beihefte z. Bot. Centralb. 1893, Bd. 3, p. 430; Zacharias, Flora 1895, Ergzbd. p. 228.

2) van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 4, p. 188. Vgl. auch Green, Annals of Botany 1890—91, Bd. 4, p. 383.

3) Hansteen, Flora 1894, Ergzbd. 1894, p. 419; Pfeffer, Bericht d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft. 1893. p. 422. Ferner Puriewitsch, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1896, p. 207 (Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 31, p. 1); Grüss, ebenda 1895, p. 10; Landwirthsch. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 385; Linz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 265.

4) Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 257; vgl. ferner van Tieghem, l. c.; Leclerc du Sablon Rev. général d. Bot. 1895, Bd. 7, p. 162, 269; Zacharias, Flora, Ergzbd. 1895, p. 234.

5) Puriewitsch, l. c., p. 209. — Damit erledigen sich die auch ausserdem unzutreffenden Bemerkungen von Grüss (Ber. d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 1 über die

Mikroorganismen eintritt, so ist also damit die eigene Activität des Endosperms sichergestellt. Indess wird schon durch eine sehr mässige Anhäufung der Producte der fernere Umsatz der Stärke und damit die Entleerung gehemmt, die demgemäss bei Anwendung einer sehr geringen Wassermenge oder von Zuckerlösung sehr reducirt oder gar nicht merklich ist.

Diese active Befähigung kann indess in den Varietäten derselben Art verschieden ausgebildet sein. Denn neben Maissorten, in denen die Entleerung des isolirten Endosperms beinahe so schnell fortschritt wie in der intacten Pflanze, stiess Puriewitsch auch auf Maissamen, deren Endosperm trotz der Berührung mit Wasser eine nur partielle, ja z. Th. nur eine sehr geringe Umsetzung und Entleerung der Stärke vollführte. In diesem Falle ist also zur normalen Entleerung die secretorische Thätigkeit des Schildchens unerlässlich, das thatsächlich reichlich Diastase producirt und auch secernirt, wie die lösende Wirkung auf todte Endosperme und auf Stärkebrei beweist[1]). Vermuthlich wird also auch da, wo es zur Erzielung des Erfolges nicht gerade nothwendig ist, Diastase in das Endosperm secernirt, doch ist nicht zu vergessen, dass die Production und Secretion dieses Enzymes regulatorisch gelenkt werden könnte (§ 91). Jedenfalls erlaubt die von dem Schildchen aus fortschreitende Lösung der Stärke keine bestimmte Schlussfolgerung, da die gleiche Erscheinung naturgemäss in analoger Weise bei der künstlichen Entleerung des isolirten Endosperms zu Stande kommt[2]). In diesem schreitet also die Lösung von der Rückenseite aus fort, wenn diese angeschnitten und mit dem ableitenden Wasser in Berührung gebracht wird. Solche Erfahrungen, sowie die mehr oder minder weitgehende Entleerung beliebiger Theilstücke beweisen zugleich, dass alle Zellen des Endosperms mehr oder minder zu activer Entleerung befähigt sind und dass nicht etwa allein die Kleberschicht, wie Haberlandt[3]) ohne einen zwingenden Grund annimmt, die Production der Diastase zu besorgen hat. Uebrigens muss sich zu der Wirkung der Diastase eine anderweitige Stoffumsatzthätigkeit gesellen, da neben dem reducirendem auch ein nicht reducirender Zucker (wahrscheinlichst Rohrzucker) entleert wird (Kap. IV; § 108). Ferner ist bei den Gramineen für die Vermittlung der Entleerung der Stickstoffreserven keine enzymatische Wirkung zu fordern, da diese Reservestoffe nach Puriewitsch der Hauptsache nach als Eiweissstoffe in die ableitende Flüssigkeit übertreten. Indess ist es möglich, dass in concreten Fällen die Secretion eiweisszerspaltender Enzyme nutzbar gemacht wird.

Wo es auf Mobilisiren unlöslicher Kohlenhydrate im Endosperm ankommt

---

entscheidende Bedeutung des Gipses, Ansichten, die Grüss inzwischen selbst fallen liess.

1) Hansteen, l. c. Vgl. ferner die bei Hansteen, (l. c., p. 426), sowie bei Grüss (Landw. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 429) aufgeführte Literatur und mitgetheilten Versuche. Ferner Linz, l. c. (Grüss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 645.)

2) Falls die Producte nicht hemmen, können die Metamorphosen auch anders beginnen und fortschreiten. Bei Ricinus beginnen z. B. nach van Tieghem (l. c., p. 186) die Umwandlungen an der Peripherie und ergreifen schnell das ganze Sameneiweiss. In den Samenlappen der Schminkbohne beobachtete Sachs (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 90) ein Fortschreiten der Umwandlungen vom Stiele der Cotyledonen aus, während Baranetzky (Die stärkeumbildenden Fermente 1878, p. 58) bei anderen Pflanzen auch ein centripetales Fortschreiten der Lösung der Stärke fand.

3) Haberlandt, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1890, p. 46.

(vielleicht auch ohne das), scheinen die aufsaugenden Theile des Samenlappens in der Regel mehr oder minder zur Secretion von diastatischen und zellhautlösenden Enzymen befähigt zu sein. Wenigstens ist ein Enzym der letztgenannten Art vielfach in den Samen nachgewiesen, in denen Reservecellulose gespeichert ist (§ 91). Diese wird indess auch selbstthätig mobilisirt, denn durch Ableitung des entstehenden Zuckers in Wasser konnte mit der Zeit eine weitgehende Entleerung des isolirten Schleimendosperms von Tetragonolobus purpureus (Hansteen), sowie des isolirten Hornendosperms von Phoenix dactylifera (Puriewitsch) herbeigeführt werden[1]). Der Hauptsache nach scheinen also in Bezug auf die Befähigung und das Zusammenwirken ähnliche Verhältnisse obzuwalten wie bei den Gramineen.

Die Endosperme sind so gut lebendige Gewebe wie die Samenlappen, die nach dem Isoliren in gleichem Sinne die Reservestoffe selbstthätig mobilisiren und an Wasser abgeben. So ist unter Ausgabe von Zucker eine Entleerung der Stärke aus den Samenlappen von Pisum sativum, Vicia faba, Phaseolus multiflorus beobachtet (Puriewitsch). In analoger Weise verschwindet das fette Oel aus dem Samenlappen von Lupinus albus (Puriewitsch) und von Helianthus annuus (Hansteen).

Gleichzeitig mit den stickstofffreien Körpern werden auch die Stickstoffreserven und zwar z. Th. weitgehend aus den isolirten Samenlappen oder Endospermen entleert. Dabei geben die Samenlappen von Lupinus reichlich Asparagin (Hansteen, Puriewitsch), die Endosperme der Gramineen, von Phoenix vorwiegend Eiweissstoffe (Puriewitsch) an das Wasser ab. Völlig dürften nirgends die Zerspaltungsproducte der Eiweissstoffe fehlen, die bei der Keimung der Papilionaceen besonders reichlich auftreten[2]). In welcher Beziehung dieses offenbar zu der überreichen Magazinirung von Eiweissstoffen steht, ist § 80 erörtert.

Einzelheiten müssen in den Originalarbeiten nachgesehen werden, von denen einige bereits genannt, eine Anzahl anderer nachstehend angeführt sind. Ueber die allgemeine Bedeutung makrochemischer und mikrochemischer Studien vgl. S. 445, wo zugleich dem Wunsche nach einer übersichtlichen Zusammenstellung der thatsächlichen Ergebnisse der bisherigen Studien Ausdruck gegeben wurde.

Ganz oder vorwiegend mikrochemisch sind u. a. die Arbeiten von: Sachs, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 57 (Schminkbohne); Bot. Ztg. 1859, p. 177 (ölhaltige Samen); ebenda 1862, p. 145 (Gräser); ebenda 1862, p. 241 (Dattel); ebenda 1863, p. 57 (Allium cepa); Zusammenfassung in Jahrb. f. wiss. Botanik 1863, Bd. 3, p. 183. Hofmann, Jahresb. d. Agriculturchem. 1865, p. 133

1) Ueber die Reservecellulosen und ihre verschiedene Zusammensetzung vgl. § 83 u. die dort citirte Literatur. Ueber Bau- und Lösungsmodus geben z. B. Auskunft: Grüss, Landwirthsch. Jahrb. 1896, Bd. 25, p. 386; Bibliotheca botanica 1896, Heft 39; E. Schulze, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1896, p. 66; Elfert, Bibliotheca botanica 1894, Heft 30; Nadelmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 609; Reiss, Landwirthsch. Jahrb. 1889, Bd. 18; Leclerc du Sablon, Revue général d. Bot. 1895, Bd. 7, p. 401. — (Coley, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 70, p. 204.)

2) Reichlich bildet sich Asparagin z. B. beim Keimen von Mimosa pudica und Acacia lophanta (Pfeffer, Monatsbl. d. Berl. Akad. 1873, p. 788); in geringer Menge entsteht es bei Tropaeolum majus etc. (Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 561.)

(Weizen und Klee). Roestel, ebenda 1868—69, p. 229 (Roggen). Pfeffer, l. c. (Leguminosen). Gressner, Bot. Ztg. 1874, p. 801 (Cyclamen). De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 466 (Klee) u. ebenda 1878, Bd. 7, p. 19 (Kartoffel). Jörissen, Les phenomèn. chimiqu. d. l. germination 1885 u. Bot. Centralbl. 1887, Bd. 30, p. 5; Schmidt, Flora 1891, p. 336; Belzung, Annal. d. scienc. naturell. 1892, VII. sér., Bd. 15, p. 203; Mesnard, Annal. d. scienc. naturell. 1893, VII. sér., Bd. 18, p. 270; Leclerc du Sablon, Revue général. d. Botan. 1895, Bd. 7, p. 162; 1897, Bd. 9, p. 5, 313. Die Arbeiten von Hansteen, Grüss, Reiss u. A. sind bereits citirt.

Von makrochemischen Untersuchungen seien genannt: Hellriegel (Raps), Journal für prakt. Chem. 1855, Bd. 64, p. 94; A. C. Oudemans u. Rauwenhoff (Erbsen u. Buchweizen), Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 224; A. v. Planta (Mais), Annal. d. Chem. u. Pharm. 1860, Bd. 115, p. 332; Peters (Kürbis), Versuchsstat. 1861, Bd. 3, p. 1; Fleury (Ricinus, Raps, Mandel, Euphorbia Lathyris), Annal. d. chim. et d. phys. 1865, IV sér., Bd. 4, p. 47; A. Beyer (Lupine), Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 168; H. Karsten (Bohne), Versuchsst. 1870, Bd. 13, p. 176; Sachsse, Ueber chem. Vorgänge bei Keimung von Pisum sativ. 1872; Laskovsky (Kürbis), Versuchsst. 1874, Bd. 17, p. 239; Müntz in Boussingault's Agronom. etc. 1874, Bd. 5, p. 50; Detmer, Physiolog. chem. Unters. Ueber die Keimung ölhaltiger Samen 1875; E. Schulze, dessen zahlreiche Arbeiten von 1876 bis in die jüngste Zeit p. 79—81 citirt sind. Brown u. Morris, Bot. Ztg. 1892, p. 462; Frankfurt, Versuchsstat. 1893, Bd. 43, p. 142; Prianischnikow, Ebenda 1894, Bd. 45, p. 253; Jessen-Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1896, Bd. 5, p. 69; Merlis, Versuchsstat. 1897, Bd. 48, p. 418. Ferner die oben citirt. Arbeiten von Jörissen, Schmidt, Leclerc du Sablon. — Weitere Literatur ist in Kap. VIII und IX citirt. In § 81, 82 sind einige numerische Belege mitgetheilt.

Translocation der photosynthetischen Assimilationsproducte. Auf welchen Bahnen die Producte der Kohlensäureassimilation aus den Blättern in den Spross u. s. w. geschafft werden, ist bereits in allgemeinen Zügen in § 55 und 106 geschildert[1]). Diese Stoffbewegung hört natürlich auf, wenn die Assimilationsthätigkeit der Blätter durch Verdunklung sistirt oder in Folge der herbstlichen Veränderungen eingestellt wird. In diesem Falle wird möglicher Weise in Folge der partiellen Desorganisation der Chloroplasten u. s. w. ein kleines Quantum der bisherigen Baustoffe disponibel[2]). Jedoch wird vor dem Abfallen, wenn überhaupt, nur eine geringe Menge von N und P aus dem Blatte in den Stengel gerettet[3]). Ebenso enthält das normal abfallende Blatt zuweilen eine nicht unerhebliche Menge von Glycose[4]) und sehr gewöhnlich ist bis zuletzt Stärke in den Schliesszellen[5]), zuweilen auch in einigen anderen Zellen zu finden. Aehnliche Verhältnisse werden bei dem normalen Absterben auch in immergrünen Blättern

1) Vgl. Sachs, Flora 1862, p. 316, 362; Schimper, Bot. Ztg. 1885, p. 762; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 241.

2) Sachs, Flora 1863, p. 200; Zacharias, Bot. Ztg. 1883, p. 214; Busch, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1889, Generalvers., p. 25; Rywosch, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1897, p. 195.

3) Vgl. § 107. Pässler, Chem. Centralbl. 1892; II, p. 654.

4) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 90.

5) Sachs, l. c.; Lidforss, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 28, p. 33.

beobachtet, die während ihres Verbleibens an der Pflanze in der Winterzeit augenscheinlich nicht in hervorragender Weise als Reservemagazine functioniren [1]). Vermöge der schnellen Entleerung der Assimilate pflegen die Blätter auch dann keine grösseren Mengen von organischen Stoffen zu enthalten, wenn sie durch eine Sommerdürre frühzeitig zum Absterben gebracht werden [2]). — Ueber Stoffwanderung in den Blumenblättern vgl. L. Müller, Vergleichend. Anatom. d. Blumenblätter 1893, p. 296.

Früchte und Samen. Die grosse Menge von organischen Nährstoffen, die zur Ausbildung von Früchten und Samen und zur Aufstapelung des Reservematerials nothwendig ist, wird entweder allein oder doch zum grössten Theil von den assimilirenden Organen aus zugeführt. Jedenfalls scheint selbst bei den chlorophyllreichsten Früchten die eigene photosynthetische Production nicht ausreichend und nicht gerade nothwendig zu sein. Denn Weintrauben erreichen die volle Ausbildung auch dann, wenn die Blüthenstände nach dem Abblühen durch Einführung in einen dunklen Kasten dem Lichte entzogen werden [3]).

Die Wanderungsbahnen sind im allgemeinen durch die früher mitgetheilten Regeln gekennzeichnet. In die sich ausbildenden Ovula werden die Stoffe allein oder wesentlich durch den Funiculus geführt. Der sich entwickelnde Embryo dürfte aber oft mit seiner ganzen Oberfläche Nährstoffe aufnehmen und muss ohnehin in vielen Fällen das zuvor entstandene Endosperm aussaugen und verdrängen. Natürlich ist die Einwanderung von der Fortbildung des Pistills, also von der Befruchtung abhängig. Die Zuwanderung dauert dann gewöhnlich bis zur Reifezeit und die Translocationen werden auch in den abgetrennten Fruchtständen und Früchten fortgesetzt [4]). Dementsprechend werden nicht selten noch in den letzten Entwickelungsstadien auffällige Metamorphosen vollzogen. So wird selbst in den unreif aus dem Carpell entnommenen Samen von Paeonia die massenhaft angehäufte Stärke in fettes Oel verwandelt [5]) und in den unreif gepflückten Aepfeln, Birnen, Kirschen u. s. w. machen sich stoffliche Umwandlungen bekanntlich schon durch die Aenderung der Farbe [6]) und des Geschmacks bemerklich. Inwieweit hierbei Zunahme des Zuckers, Abnahme der Säure u. s. w. mitwirken, muss von Fall zu Fall entschieden werden. Uebrigens lassen die vorliegenden Untersuchungen vielfach unentschieden, ob die Abnahme der freien Säure durch Neutralisation oder durch Verarbeitung erreicht wird, der thatsächlich organische Säuren vielfach anheimfallen (§ 85). In den heranreifenden

1) E. Schulz, Flora 1888, 223; Lidforss, l. c.

2) Vgl. G. Kraus, Bot. Ztg. 1873, p. 401.

3) Müller-Thurgau, Botan. Jahresb. 1877, p. 815. Vgl. ferner Sachs, Bot. Ztg. 1865, p. 117. — Ueber die Kohlensäurezersetzung der Früchte und deren Verminderung mit dem Reifen vgl. z. B. Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1786, Bd. I, p. 72; Bd. II, p. 233; Saussure, Rech. chim. 1804, p. 57, 129 u. Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 158; Bérard, ebenda 1821, Bd. 76, p. 152, 225; Fremy, Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 656; Cahours, ebenda, p. 495, 653 u. s. w.

4) Vgl. § 107. Hier ist auch die Literatur über d. Nachreifen des Getreides angeführt.

5) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510.

6) Ueber Chlorophyllumwandlung in Früchten vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 131; Millardet, Bot. Ztg. 1876, p. 733; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 1.

Weintrauben soll nach Portele[1]) die Weinsäure neutralisirt, die Aepfelsäure aber verarbeitet werden und auf diese Weise wird nach Erlenmeyer[2]) auch die in den unreifen Trauben vorhandene Glycolsäure zum Schwinden gebracht. Nach Mach[3]) und Haas[4]) nimmt mit der Reife auch der Gerbsäuregehalt erheblich ab. Die ansehnliche Anhäufung von organischen Stoffen in dem Fruchtfleisch ist übrigens bekanntlich zumeist auf ökologische Zwecke und nicht wie in dem Samen auf die Ansammlung von nutzbarem Reservematerial berechnet.

Auf den zu den Früchten führenden Wanderbahnen werden, wie üblich, häufig Zuckerarten und Stärke, aber auch andere Stoffe getroffen[5]). So ist bei den Oliven vielleicht Mannit (§ 82), bei dem Getreide vielleicht Synanthrose[6]) bei der Translocation betheiligt. Für die Einwanderung der Stickstoffsubstanzen dürften neben Eiweissstoffen Amide eine Rolle spielen, die in Blüthen und jungen Fruchtständen nie zu fehlen scheinen. Auch sprechen Beobachtungen von Borodin[7]) dafür, dass bei Prunus padus, Cornus sanguinea, Sambucus racemosa u. a. Asparagin den Früchten und Samen zuwandert.

Makrochemische Untersuchungen über fleischige Früchte in verschiedenen Entwickelungsstadien finden sich z. B.: für Aepfel, Birnen, O. Pfeiffer, Chem. Untersuch. über d. Reifen d. Kernobstes 1876; Pfeil, Bot. Jahresb. 1880, p. 869; Kulisch, Bot. Jahresb. 1892, p. 437; Lindet, Compt. rend. 1893, Bd. 117, p. 696. Für Kirsche, Amthor, Zeitschr. f. physiol. Chem., 1883, Bd. 7, p. 197. Für Weintrauben, Hilger-Gross, Versuchsstat. 1887, Bd. 33, p. 170; Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1888, Bd. 17, p. 84. Für Heidelbeeren, Omeis, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 43, p. 84. — Weitere Literatur ist auch aus den Tabellen bei J. König, Chemie d. Nahrungs- und Genussmittel 1889, p. 769 zu entnehmen.

Holzpflanzen. In § 106—108 ist bereits gekennzeichnet, auf welchen Bahnen und auf welche Weise in den Bäumen und Sträuchern ansehnliche Mengen der in den Blättern producirten plastischen Stoffe bis in die Wurzeln befördert werden. Zunächst sammelt sich nämlich, analog wie in den Stauden, das Reservematerial vornehmlich in den Wurzeln, um dann aufwärts fortschreitend die ausdauernden Stammtheile zu füllen. Daneben werden in den Winterknospen die für die erste Entwickelung nothwendigen Reservestoffe abgelagert. Ausserdem ist ein gewisser Vorrath verwendbarer Nährstoffe immer in den jüngeren Zweigen vorhanden, die demgemäss nach dem Abschneiden (bei Ausschluss der Kohlensäureassimilation) eine gewisse Entwickelung von Trieben

1) Portele, Botan. Jahresb. 1879, p. 290.

2) Citirt bei Liebig, Die Chemie in Anwendung auf Agricultur u. s. w. 1876, IX. Aufl., p. 30 Anm.

3) Mach, Bot. Jahresb. 1877, p. 716.

4) Haas, Chem. Centralbl. 1878, p. 700. — Aehnliches scheint in verschiedenen Früchten beobachtet zu haben Buignet, Annal. d. chim. et d. physique 1861, III. sér., Bd. 61, p. 281.

5) Vgl. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 230; Pfeffer, l. c.; Hilger, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 245 (Weintrauben); Dahmen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 453, 460. Mesnard, Annal. d. scienc. naturell. 1893, VII. sér., Bd. 18, p. 316.

6) Müntz, Annal. d. scienc. naturell. 1886, VII. sér., Bd. 3, p. 61.

7) Borodin, Bot. Ztg. 1878, p. 812. — Ferner Dahmen, l. c.; Portes, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 922, 1877; Bd. 84, p. 1401.

und Wurzeln zu Wege bringen[1]). Im allgemeinen sind die Reservestoffe im Holz, in der Rinde, zuweilen auch im Mark untergebracht und da nur die lebendigen Elementarorgane speichern, so ist mit der Vertheilung dieser annähernd das speicherungsfähige Gewebe bestimmt. Näheres ist in den bezüglichen anatomischen Werken[2]) zu finden, aus welchen sich auch ergiebt, dass die Markstrahlen durch ihre Gestaltung, Anordnung und Verkettung vortrefflich geeignet sind, um die in den Phloembahnen zugeleiteten Stoffe in transversaler Richtung in den Holzkörper zu befördern und zu verbreiten. In diesem vermögen auch noch die ältesten lebenden Holzlagen zu speichern, wie sich leicht aus der Verbreitung der Stärke ergiebt, die Gris[3]) z. B. bei Eiche und Esche in dem 30—40 Jahre alten Holze beobachtete. Auch wurde von Gris[4]) z. B. das Mark von Betula, Quercus, Fraxinus u. a. z. Th. bis zum 20. Jahre stärkeführend gefunden.

Soweit die unzureichenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten, scheint gewöhnlich ein ansehnlicher Theil der Stickstoffreserven in Form von Eiweissstoffen deponirt zu werden. Speciell in den Knospen und in den jugendlichen Geweben pflegen sich solche Eiweissstoffe zu finden, die sich mit alkalischer Kupferlösung violett färben[5]). Doch dürften Amide allgemein vorkommen und in der Wurzel von Robinia pseudacacia ist z. B. Asparagin sehr reichlich vorhanden.

Von den stickstofffreien Substanzen ist besonders beliebt die Ansammlung von Stärke, die aber im Winter nicht selten eine partielle oder totale Umwandlung in Fett oder in lösliche Kohlenhydrate erfährt. Mit A. Fischer[6]), dem wir die nähere Aufhellung dieser Vorgänge verdanken, kann man desshalb Stärke- und Fettbäume unterscheiden. In den ersteren, zu denen Eiche, Buche, überhaupt die meisten hartholzigen Laubbäume gehören, bleibt im Holz und Mark während des Winters die Hauptmasse der Stärke unverändert, während dieselbe bei niedriger Temperatur in der Rinde unter Bildung löslicher Kohlenhydrate oft gänzlich schwindet. Die Fettbäume werden dagegen auch in Holz und Mark stärkefrei, indem aus dieser Substanz, neben etwas Zucker, der Hauptsache nach fettes Oel gebildet wird. Im Frühjahr vollzieht sich dann die umgekehrte Umwandlung, die aber auch im Winter jederzeit durch Temperaturerhöhung veranlasst werden kann. Uebrigens sind bereits in § 104 diese und ähnliche wechselseitige Umwandlungen besprochen, die durch die Erhöhung und

---

1) Sachs, Flora 1862, p. 321; J. Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 305; A. Fischer, ebenda 1891, Bd. 22, p. 125. — Ueber Reservestoffe in den Knospen von Abies vgl. Busse, Flora 1893, p. 157; in Knospenschuppen, Schaar, Botan. Jahresb. 1890, p. 666.

2) De Bary, Vergleich. Anatom. 1877, p. 418, 429, 128; Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 263, 345, 490; Strasburger, Leitungsbahnen 1891.

3) Gris, Compt. rend. 1866, Bd. 70, p. 603. Vgl. de Bary, l. c., p. 526.

4) Gris, Annal. d. scienc. naturell. 1872, V. sér., Bd. 14, p. 71. Vgl. de Bary, l. c., p. 418.

5) Sachs, Flora 1862, p. 331; Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 344.

6) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. 22, p. 87. Die übrige Literatur ist hier citirt. Bestätigungen bei Mer, Compt. rend. 1891, Bd. 112, p. 964; Siroz, Beiheft. z. Bot. Centralbl. 1891, Bd. I, p. 342; Fünfstück, Beitrag z. wiss. Botan. 1895, Bd. I, p. 77. — Nach Rosenberg (Bot. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 337) kommen ähnliche Verhältnisse in Rhizomen vor.

die Erniedrigung der Temperatur, d. h. durch eine Verschiebung des jeweiligen Gleichgewichtszustandes veranlasst werden.

Gewöhnlich wird also im Frühjahr ein zweites Stärkemaximum zu Stande kommen, worauf dann durch die erwachte Thätigkeit der Consum vermehrt und dadurch eine starke Abnahme der Stärke erzielt wird. Nunmehr sorgt die assimilatorische Arbeit der inzwischen entfalteten Blätter wiederum für Anhäufung der Stärke, die im Herbst ein Maximum erreicht. Dieser jährliche periodische Gang ist indess von so mancherlei Umständen abhängig, dass weitgehende Verschiebungen und Abweichungen nicht überraschen können. An Waldbäumen beobachtete Th. Hartig[1]) den Wiederbeginn der Ablagerung von Reservestärke bei Ahorn Mitte Mai, bei Lärche im Juni, bei der Eiche im Juli, bei der Kiefer im September. Die aufwärts vorrückende Stärkeablagerung erreichte dann die jüngeren Zweige bei Ahorn zu Anfang August, bei der Lärche Anfang October, bei der Eiche Mitte September, bei der Kiefer Mitte October. Dagegen wurde von A. Fischer (l. c., p. 111) der Wiederbeginn der Stärkeablagerung theilweise schon im Mai beobachtet.

Im Frühjahr beginnt dann ein energischer Stoffumsatz und Stoffverbrauch, der, wie das Bluten und das Dickenwachsthum anzeigen, z. Th. schon vor dem Austreiben der Knospen eröffnet wird. Wenn dieses begonnen hat, wird eine ansehnliche Stoffwanderung nach den sich entwickelnden Trieben gelenkt, die zur Folge hat, dass die Stärke umgekehrt wie bei der Ablagerung, also von den Zweigspitzen nach dem Stamme hin schwindet[2]). Eine strenge Regelmässigkeit ist um so weniger zu erwarten, als gleichzeitig anderweitige Thätigkeiten regulirend und consumirend eingreifen. So ist auf das Dickenwachsthum die vom Cambium aus nach innen fortschreitende Stärkelösung zu schieben, welche sich unter günstigen Verhältnissen offenbar nur desshalb auf 1—2 Jahresringe ausdehnt[3]), weil der fernere Bedarf von den inzwischen entfalteten Blättern aus gedeckt wird. Durch eine Entfernung dieser kann demgemäss jederzeit eine weitergehende Entleerung der Reservestoffe des Holzes und der Rinde herbeigeführt werden[4]), die begreiflicher Weise auch eintritt, wenn z. B. durch eine besonders reichliche Samenproduction eine grössere Menge von plastischen Stoffen in Anspruch genommen wird (R. Hartig, l. c.). Jedenfalls wird der Consum und die Wanderrichtung der Reserven immer durch den Bedarf bedingt und regulirt. (§ 93). Die deponirten und die neugebildeten Stoffe sind also zu verschiedener Verwendung befähigt, und, wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, ist Th. Hartig[5]) jedenfalls im Irrthum, wenn er annimmt, dass das Dickenwachsthum stets nur auf Kosten von Reservestoffen stattfindet. Ebenso wenig ist aber die Anschauung Schröder's (l. c.) berechtigt, dass die in der Rinde ab-

---

1) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 332.

2) Th. Hartig, l. c.; Schröder, l. c.; Reichardt, Versuchsstat. 1881, Bd. 14, p. 329; Russow, Sitzungsb. d. Dorpat. Naturf. Gesellschaft 1884; Baranetzky, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 18, p. 157; R. Hartig, Bot. Ztg. 1888, p. 837; Bot. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 57; Wotczal, ebenda 1890, Bd. 41, p. 99; A. Fischer, 1891, l. c., p. 106.

3) R. Hartig, Bot. Ztg. 1888, p. 837; A. Fischer, l. c., p. 110.

4) Vgl. z. B. Lutz, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1895, p. 187.

5) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 330; 1862, p. 75. — Vgl. § 92.

gelagerte Stärke allein bei dem Austreiben der Knospen, die im Holz abgelagerte nur im Dickenwachsthum Verwendung findet.

Knollen, Zwiebeln, Rhizome. Wir beschränken uns auf die Anführung von einiger Literatur, da das Allgemeine und Wesentliche über die Reservestoffe, sowie über deren Zuwanderung und Auswanderung im Dienste der Pflanze mitgetheilt ist. Ebenso ist durch das Süsswerden der Kartoffel bekannt, dass die Kälte zuweilen eine partielle Verwandlung der Stärke in Zucker veranlasst und nach Rosenberg[1]) sollen im Winter in den Rhizomen öfters ähnliche Verwandlungen stattfinden, wie in den Holzpflanzen.

Literatur: Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 219. — Ueber Kartoffel: De Vries, Landw. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 216; Müller-Thurgau, ebenda 1885, Bd. 14, p. 864; Kreusler, ebenda 1886, Bd. 15, p. 309; Hungerbühler, Versuchsstat. 1886, Bd. 32, p. 381, Prunet, Revue général. d. Botan. 1883, Bd. 5, p. 49; Detmer, Ber. d. bot. Gesellsch. 1893, p. 149. — Zuckerrübe: de Vries, Landwirth. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 416. — Stachys tuberifera: Planta, Versuchsstat. 1888, Bd. 35, p. 473; 1892, Bd. 40, p. 277. — Helianthus tuberosus und andere Compositen: Prantl, Das Inulin 1870; Vöchting, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1894, p. 711; Tanret, Compt. rend 1893, Bd. 117, p. 50. — Verschiedene Rhizome: A. Fischer, Jahrb. f. wissensch. Bot. 1891, Bd. 22, p. 80; Behrens, Flora 1894, p. 364 (Hopfen); A. Meyer, Stärkekörner 1895, p. 249 (Adoxa) etc. — Vgl. ferner König, Chemie d. Nahrungs- und Genussmittel 1889, p. 641. — Einige Notizen z. B. in den morphologische oder andere Ziele verfolgenden Arbeiten von Vöchting, Bibliothec. botanic. 1887, Heft 4; Rothert, Vergleichende Unters. über Knollen u. Rhizome 1885; Seignette, Revue général. d. Botan. 1889, Bd. I, p. 415; Drobnig, Bot. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 89.

Ueber Reservestoffe der **Pollenkörner** siehe: Planta, Versuchsstat. 1885, Bd. 32, p. 214; Molisch, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, Abth. 1, p. 443; Green, Philosoph. transact 1894, Bd. 185, p. 385.

Ueber **Pilze:** De Bary, Morphol. u. Biol. d. Pilze 1884, p. 7; Zopf, Pilze 1890, p. 174; Errera, Glycogène chez l. Basidiomycètes 1885; Bourquelot, Bot. Centralbl. 1892, Bd. 50, p. 78; Gérard, ebenda, p. 110; Brommer, Sclerotes et Cordons Mycéliens 1894; Istvánffi, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, p. 405. — **Flechten:** Zukal, Bot. Ztg. 1886, p. 762; Fünfstück, Beiträge z. wissensch. Botan. 1895, I, p. 219. — **Algen** vgl. Haberlandt, Physiol. Anatom. 1896, II. Aufl., p. 334, 372.

---

1) Rosenberg, Bot. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 337. — Vgl. § 92.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


LANE MEDICAL LIBRARY
To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.


B1711 Pfeffer, W. 3717
P52 Pflanzenphysiologie.
1897 2.Aufl.
v.1
NAME
DATE DUE
K.F.K. B.S.

